VISIT…

LANZAROTE
Caliente.COM

А. Г. ВОРОНОВ

ГЕОБОТАНИКА

А. Г ВОРОНОВ

ГЕОБОТАНИКА

ИЗДАНИЕ ВТОРОЕ, ИСПРАВЛЕННОЕ И ДОПОЛНЕННОЕ

Допущено
Министерством высшего и среднего
специального образования СССР
в качестве учебного пособия
для студентов биологических и географических
специальностей университетов
и педагогических институтов

МОСКВА
ИЗДАТЕЛЬСТВО «ВЫСШАЯ ШКОЛА»
1973

581.5
В75

Воронов А. Г.

В75 Геоботаника. Учеб. пособие для ун-тов и пед. ин-тов. Изд. 2-е, испр. и доп. М., «Высш. школа», 1973.

384 с. с ил. и табл. Библиогр.: с. 372—376.

В книге освещены основные положения современной геоботаники: структура фитоценоза, его динамика, продуктивность, влияние на среду, классификация фитоценозов, основные методы полевых исследований; детально рассмотрены взаимоотношения между растениями в фитоценозе, влияние на него деятельности животных и человека.

По сравнению с первым изданием книга переработана коренным образом: изменена конструкция книги, исключены некоторые главы. Введен ряд новых разделов в соответствии с новыми данными науки, значительное внимание уделено применению математики в геоботанике, специально рассмотрен вопрос об экотипах и фенотипах и их роли в жизни растительных сообществ, детально разбираются вопросы продуктивности фитоценозов, поновому рассмотрены проблемы динамики и классификации фитоценозов.

581.5

В $\frac{2105-279}{001(01)-73}$ 75—73

© Издательство «Высшая школа», 1973 г.

ПРЕДИСЛОВИЕ

В период, когда готовилось первое издание книги, вышедшей в свет в 1963 г., количество учебных пособий по этому предмету и сводок как по геоботанике в целом, так и по различным существенным проблемам этой науки на русском языке было весьма ограниченным. В течение 60-х годов появились учебник А. П. Шенникова, учебное пособие М. В. Маркова, прекрасная сводка П. Д. Ярошенко, 2-й и 3-й тома «Полевой геоботаники» (под ред. Е. М. Лавренко и А. А. Корчагина), работы по применению статистических методов в геоботанике В. И. Василевича, по классификации растительного покрова В. Д. Александровой, руководства по биогеоценологии и по методике биогеоценологических исследований, изданные под ред. В. Н. Сукачева и Н. В. Дылиса, интересная переводная книга П. Грейг-Смита «Количественная экология растений». Кроме того, прошли различные совещания геоботаников, было опубликовано огромное число статей по методике геоботанических исследований и по многим проблемам геоботаники. Резко изменился и круг проблем, которые считаются в фитоценологии важнейшими. Наметились пути сближения взглядов различных фитоценологических школ, ранее развивавшихся в значительной степени изолированно друг от друга.

Такой прогресс науки крайне затруднил подготовку второго издания книги, так как включение в нее нового материала не должно было увеличить объем книги.

Работа над вторым изданием была облегчена тем, что первое издание книги обсуждалось в 1965 г. в Ботаническом институте АН СССР.

Очень ценные указания были сделаны Л. А. Ниценко, Н. Б. Бируля, Н. В. Дылисом, Т. В. Котовой, Е. Г. Мяло, Т. А. Работновым, Н. А. Солнцевым, А. А. Корчагиным.

Всем лицам, принявшим участие в обсуждении книги, а также сообщившим автору свои соображения о возможных исправлениях текста, приношу искреннюю благодарность. Это в значительной степени помогло наметить основные принципы подготовки книги к переизданию.

Было решено исключить ряд глав и тем, разрабатывавшихся в первом издании, и за счет этого более детально развить некоторые основные разделы. Так, автор счел целесообразным отказаться от характеристики исторического пути развития фитоценологии и ее состояния в разных странах, оставив лишь попутные упоминания

о взглядах тех или иных ученых на те или иные проблемы геоботаники.

Исключены из книги и вопросы техники полевых исследований, в том числе и принципы картографирования растительного покрова.

В книге отражены лишь наиболее общие проблемы географического размещения растительных сообществ. География растительных сообществ входит в качестве важнейшей составной части в ботаническую географию и излагается в соответствующих курсах.

Автор не нашел возможным отделить характеристику особенностей фитоценоза от методов их исследования, что советовали ему сделать некоторые рецензенты. Принятый в первом издании способ изложения материала представлялся более удобным для студентов.

Автор ввел в книгу характеристику некоторых современных, преимущественно статистических, методов учета, однако ограничился лишь наиболее широко применяемыми. Автор не является сторонником поспешного отказа от тех или иных методов исследования лишь на том основании, что они давно применяются. Применение различных методов обусловливается прежде всего теми условиями, в которых их приходится использовать. А экспедиционные геоботанические работы будут еще долго необходимыми для познания растительного покрова. Поэтому существование точнейших, но весьма трудоемких статистических методов вполне оправдано наряду с применением различных балльных оценок, не требующих значительного времени.

Во втором издании изменена конструкция книги: сначала рассматриваются вопросы структуры фитоценоза, а затем уже проблемы его экологии, динамики, классификации. Введены некоторые новые темы: о биотипах растений, образующих фитоценоз, о растительном континууме, о погодичных флуктуациях растительного покрова. Довольно значительно переработаны разделы о классификации фитоценозов, их динамике.

Автор выражает надежду, что и второе издание его книги найдет своего читателя и окажется полезным для лиц, занимающихся изучением геоботаники.

ВВЕДЕНИЕ

Организмы, населяющие нашу планету, сосредоточены в пределах одной из оболочек Земли, получившей название биосферы. Биосфера включает нижнюю часть воздушной оболочки (атмосферы), так называемую тропосферу, где жизнь обнаруживается до высоты 10—15 *км*; всю водную толщу (гидросферу), где жизнь проникает до наибольших глубин Мирового океана, превышающих 11 *км*; верхнюю часть твердой оболочки (литосферы) — кору выветривания, образованную продуктами разложения и выщелачивания горных пород, имеющую мощность 30—60, редко 100—200 *м* и более. За пределами коры выветривания жизнь в литосфере может быть обнаружена лишь в немногих случаях (находки микроорганизмов в нефтеносных водах на глубине более 4500 *м*). Таким образом, мощность биосферы по вертикали составляет 10—25 *км*.

В. И. Вернадский (1934), разработавший учение о биосфере, указывает, что под биосферой лежит область осадочных пород (хотя и не образующая сплошного покрова, но достигающая максимальной мощности 5—6 *км*), названная им стратисферой. Эта стратисфера представляет собой создание биосферы, а вода, организмы и ветер — главные агенты, ее создающие.

В пределах биосферы жизнь распределена неравномерно. Она образует почти непрерывный слой живого вещества, занимающий водную толщу и узкую полосу на границе литосферы и тропосферы, включающую почву и подпочву с находящимися в них корнями растений, микроорганизмами и почвенными животными, и приземную часть тропосферы, поднимающуюся на 10—30 *м* над верхушками растений, т. е. ту часть тропосферы, где располагаются надземные части растений и переносится основная масса их пыльцы, спор и семян. Этот слой Е. М. Лавренко (1949) предложил назвать фитогеосферой, так как здесь основными накопителями энергии являются растения Мощность фитогеосферы велика только в области океанов, где она достигает 11 *км*, а на суше измеряется метрами или десятками метров, лишь в отдельных случаях возрастая до 100—150 *м*.

Как было указано, основная роль в этом слое живого вещества принадлежит растениям: живая растительная масса биосферы составляет примерно 10^{19} *г*, в то время как биомасса животных — примерно 10^{16} *г* (Хильми, 1966). По другим данным (Воронов, 1963), биомасса растений составляет 10^{19} — 10^{20} *г*, а биомасса животных — в 10000—100000 раз меньше.

Основу растительного покрова составляют зеленые растения, повсеместно распространенные на планете.

На суше зеленые части растений подняты над почвой и имеют суммарную поверхность, во много раз превышающую площадь, на которой они обитают. Поверхность листьев деревьев в сомкнутых березовых лесах составляет 4,6—8,5 *га* на 1 *га*, в дубняках — 3,8—10,5, в сосняках — 6,0—9,7, в ельнике — 11,3, в лиственничнике с кедром — 11,7 («Основы лесной биогеоценологии», 1964).

А. П. Шенников (1964) приводит данные, согласно которым на 1 $м^2$ елового леса приходится 7,82 $м^2$ зеленой поверхности хвои, 2 $м^2$ зеленой поверхности черники и брусники, 0,33 $м^2$ зеленой поверхности травянистых растений, а всего (без мхов) 10,15 $м^2$.

В океане солнечную энергию в основном утилизируют планктонные свободноплавающие в поверхностной толще воды одноклеточные водоросли, значительно меньшую роль играют водоросли, прикрепленные ко дну. По Р. Уиттекеру (Whittaker, 1970), биомасса зеленых растений в океане в 400 раз меньше на единицу площади, чем на суше, а продукция — в 2 раза меньше.

В результате химического и энергетического обмена между растениями и внешней средой растительный покров преобразует внешнюю среду. В процессе этого обмена хлорофиллоносные клетки зеленых растений поглощают солнечный свет и атмосферную углекислоту, а также поступающие через корневую систему из почвы воду и минеральные вещества. Это преобразующее влияние растительный покров оказывает как единое целое; участие отдельного растения невыделимо (Хильми, 1966).

Ход обмена зависит от геофизических и физико-химических свойств внешней среды, окружающей растения, и в свою очередь, как было указано, преобразует среду. В результате процессов обмена геофизические условия среды в той части пространства, где расположены подземные и надземные органы растений, весьма существенно отличаются от условий открытого места.

Растительный покров (вместе с зависимым от него животным населением) производит колоссальную работу. Так, организмы в процессе обмена приводят в движение и перемещают за год огромное количество газов, в несколько раз превышающее вес атмосферы, который составляет $6 \cdot 10^{13}$ *т*.

Современный состав атмосферы, в частности процентное соотношение кислорода, азота и углекислого газа, — результат жизнедеятельности растений, так же как и постоянство содержания кислорода в атмосфере.

По В. И. Вернадскому (1934), количество энергии, накопленной живым веществом и преобразованной в потенциальную энергию органических соединений, составляет 10^{18} *ккал*.

Растения снабжают энергией животных, обогащают ею почву, приземной слой воздуха и воду. Таким образом, через растительный покров энергия из космоса входит в биосферу и накапливается в ней.

Благодаря существованию растительного покрова в живом ве-

честве, атмосфере и почвах биосферы идет грандиозный процесс постепенного накопления запаса трансформирующейся энергии, что ведет к уменьшению выработки нетрансформирующихся форм энергии на Земле и, следовательно, противодействует рассеиванию энергии.

Растительный покров неоднороден, что определяется как многообразием условий районов земного шара, так и большим числом видов растений, обитающих на Земле и приспособленных к жизни в различной среде. Существует огромное разнообразие сочетаний растений — фитоценозов, отличающихся по видовому составу, строению, особенностям местообитаний.

Наука о фитоценозах и слагаемом ими растительном покрове называется геоботаникой (фитоценологией). Термин «геоботаника» происходит от греческих слов «ге» — земля и «ботане» — трава; термин «фитоценология» возник от греческих слов «фитон» — растение, «койнос» (латинизированное «ценоз») — общий, «логос» — слово, наука. Это определение геоботаники наиболее краткое и в то же время достаточно точное. Более развернутое определение полнее очерчивает круг задач этой науки: геоботаника (фитоценология) — наука о фитоценозах, их строении, взаимоотношениях между образующими их растениями, взаимоотношениях со средой, динамике (возникновение, развитие, смены, сезонные изменения), классификации, пространственном размещении и сочетаниях с другими фитоценозами.

Фитоценоз — совокупность совместно произрастающих растений — представляет собой часть биоценоза — совокупности совместно обитающих организмов (более детальные определения фитоценоза и биоценоза даются ниже). Науку о биоценозах называют биоценологией (от греческого «биос» — жизнь). Таким образом, фитоценология — часть биоценологии.

Геоботаника в ее современном понимании — молодая наука, обособившаяся от смежных наук лишь в самом конце XIX в. Ранее были сделаны лишь отдельные наблюдения и обобщения из области этой науки, а также были разработаны некоторые методы исследования, позже вошедшие в ее арсенал.

Из двух наименований этой науки геоботаника — более распространенное. Однако этот термин понимался разными учеными неодинаково. Предлагалось не менее четырех трактовок объема геоботаники. Так, Гризебах (Griesebach, 1866), который ввел в научный обиход этот термин, понимал объем этой науки весьма широко. Геоботаникой он называл совокупность всех разделов ботанической географии, часть которых позже выделилась в самостоятельные науки — экологию и фитоценологию. Эта точка зрения впоследствии была развита швейцарским ученым Е. Рюбелем (Rübel, 1922) и в настоящее время в той или иной форме принимается рядом зарубежных и советских ученых.

Одновременно с Гризебахом русский ученый Ф. И. Рупрехт (1866) также употребил термин «геоботаника» и высказал иной взгляд на объем этой науки. Он полагал, что задача геоботаники —

выяснение происхождения и распределения растительности исходя из геологии (и геологической истории) земной поверхности. Одним из виднейших последователей Рупрехта был Д. И. Литвинов, успешно применявший исторический метод для выяснения особенностей растительного покрова. Д. И. Литвинов считал (1890, 1896), что задача геоботаники — выяснение того, насколько возраст страны отражается на современном распространении растений.

А. Н. Краснов (1888) по-новому определил задачи геоботаники, которая, по его мнению, есть учение «о зависимости между характером ботанических формаций растительного царства и жизнью и историей горных пород, служащих этим формациям почвою». Этот взгляд на предмет геоботаники был реализован в широко развернувшихся в начале XX в. исследованиях растительности, связанных с деятельностью Переселенческого Управления, выбиравшего наиболее подходящие районы для переселения крестьян из европейской России в Сибирь и Среднюю Азию.

Наконец, уже в XX в. возникло современное понимание объема геоботаники как науки о фитоценозах.

Таким образом, геоботаника разными авторами понималась как совокупность географии растений, экологии и фитоценологии; как наука о влиянии геологической истории на современный растительный покров; как наука о связи растительного покрова с почвами; как синоним фитоценологии. Поэтому уже в 20-х годах нашего столетия ряд исследователей предлагал совершенно отказаться от самостоятельного употребления этого термина. Однако вопреки этому мнению термин «геоботаника» все шире распространялся в его последнем значении — как учение о фитоценозах. В силу сложившейся традиции, очевидно, целесообразно применять его в указанном смысле наравне с термином «фитоценология».

И. К. Пачоский первоначально назвал эту науку флорологией. Он писал (1891): «Флорология», как я ее понимаю, есть наука о генезисе, жизни, развитии и распространении растительных ассоциаций (формаций)». Однако через пять лет он заменил это название термином «фитосоциология». Двумя годами позже независимо от него тот же термин употребил П. Н. Крылов (1898). В трудах этих ученых и были впервые намечены пути развития новой науки. Это название, данное зарождающейся науке на заре ее развития Пачоским и Крыловым, широко применяют в зарубежной науке и в настоящее время. Оно дает повод к антинаучным аналогиям между жизнью человеческого общества, которую исследует социология, и жизнью сообщества растений, которую изучает «фитосоциология». Так, Ж. Браун-Бланке (Braun-Blanquet, 1928) писал, что социология — учение о сообществах организмов — распадается на учение о человеческом обществе (социология в узком смысле слова), на зоосоциологию и фитосоциологию (ботаническую социологию). В то же время для нас совершенно ясно, что развитием человеческого общества и развитием сообществ растений управляют качественно разные законы: первые являются социальными, вторые — биологическими. По этим соображениям советские ботаники

в начале 30-х годов отказались от термина «фитосоциология» и ввели во всеобщее употребление название «фитоценология», предложенное Х. Гамсом (Gams, 1918).

В процессе развития геоботаники (фитоценологии) постепенно выявились основные задачи, стоящие перед этой наукой. Вполне понятно поэтому, что определения, даваемые геоботанике различными учеными, близки друг к другу и к тому определению, которое было дано нами выше.

Так, В. В. Алехин (1935) определял фитоценологию как «часть ботаники, изучающую растительные сочетания (фитоценозы) со всех возможных точек зрения (строение, развитие, связь со средой, распределение по земной поверхности и т. д.)». В. Н. Сукачев (1956) называл фитоценологией «отдел ботаники, изучающий закономерности состава, развития и распределения на земной поверхности растительных группировок — фитоценозов, или растительных сообществ». Чешский ботаник Я. Клика (Klika, 1955) писал: «Фитоценология — это наука о растительных сообществах (фитоценозах) и их среде». По А. П. Шенникову (1948), фитоценология — это наука, «изучающая растительность в ее движении, в преобразовании, сменах». В 1964 г. он указывал, что «цель геоботаники — познание причинностей (закономерностей) группирования растений, свойств и качеств группировок, путей к управлению ими (улучшению и увеличению их производительности, созданию новых) и рациональному использованию».

Б. А. Быков (1953, 1957) также считает, что в определении фитоценологии необходимо подчеркнуть изучение не только связей фитоценоза с окружающей средой, но и путей использования и преобразования фитоценозов. Он пишет: «Геоботаника (фитоценология) есть наука о растительных сообществах, или фитоценозах, об их строении и внутренних взаимосвязях, об их связях с внешней средой, об их развитии в пространстве и о путях их использования и преобразования». Такое усложненное определение кажется нам излишним. Каждая наука в числе своих задач подразумевает и установление путей использования объекта своего изучения и способов управления этим объектом. Однако в определении науки эти задачи не указывают, считая, что они и без того ясны.

М. В. Марков (1962) пишет, что геоботаника (фитоценология) изучает «растительные сообщества, фитоценозы и слагаемый ими растительный покров, или, иначе, растительность земного шара».

П. Д. Ярошенко (1961) также считает, что «геоботаника занимается изучением растительных сообществ (фитоценозов) и образуемого ими растительного покрова».

Приведенный нами перечень определений геоботаники, даваемых различными авторами, показывает, что представления об объеме этой науки у большинства современных ученых сходны.

Еще одно название — «синэкология» — было принято для науки о растительных сообществах Брюссельским (третьим) ботаническим конгрессом в 1910 г. Это название широко применялось как в

старых (Gams, 1918), так и в современных работах западных, особенно американских и английских, исследователей. Однако употребление его связано с определенными воззрениями на место фитоценологии («синэкологии») в системе наук. Так, Е. Одум (Odum, 1959) указывает, что общая экология (т. е. экология животных и растений) подразделяется на аутэкологию, или экологию индивидуумов, и синэкологию, или экологию групп организмов. Синэкология в свою очередь делится на экологию популяций, т. е. экологию групп организмов, принадлежащих к одному виду, экологию сообществ и экологию экосистем, т. е. экологию сообществ вместе с их абиотическим, неживым окружением. Впрочем, далее он указывает, что в настоящее время существует тенденция подразделения экологии на четыре отдела (без упоминания об аутэкологии и синэкологии): экологию видов, экологию популяций, экологию сообществ и экологию экосистем. При таком понимании геоботаника (фитоценология) оказывается лишь частью экологии растений и соответствует, по одним воззрениям, всей синэкологии растений, по другим — части синэкологии растений, так называемой экологии растительных сообществ, по третьим — выделяется в особый раздел — экологию растительных сообществ. Мы не разделяем этого взгляда и считаем, что, наоборот, синэкология, или экология растительных сообществ, является частью фитоценологии, правда, немаловажной. Мы полагаем, что кроме синэкологии (экология фитоценозов) в состав фитоценологии входят и другие разделы: морфология фитоценозов (наука об их строении), география фитоценозов, учение о развитии и сменах фитоценозов, классификация фитоценозов. На этом основании мы считаем, что термин «синэкология» неприменим к науке о сообществах в целом, и употребляем его только для обозначения части этой науки.

В качестве одного из синонимов фитоценологии иногда применяют в общем весьма неопределенное название «учение о растительном покрове».

Таким образом, из предложенных для науки о фитоценозах названий термин «фитосоциология» неприемлем; термин «синэкология» должен быть отнесен только к части науки о фитоценозах — к экологии ценозов; в качестве синонимов можно употреблять наименования «геоботаника», «фитоценология» и «учение о растительном покрове».

Геоботаника изучает:

1. Структуру (строение) фитоценозов.

2. Взаимоотношения между растениями, образующими фитоценоз.

3. Взаимоотношения фитоценоза и среды (влияние фитоценоза на среду и среды на фитоценоз).

4. Динамику фитоценозов (сезонные изменения, изменения по годам, возникновение, развитие и смены фитоценозов).

5. Классификацию фитоценозов.

6. Пространственное размещение фитоценозов и их сочетание с другими фитоценозами.

Среди разнообразных методов изучения и познания фитоценозов видное место принадлежит геоботаническому картографированию.

Какое же место занимает геоботаника в системе наук?

В последнее время появился ряд пограничных наук, связывающих между собой дисциплины, ранее более или менее разобщенные. Таковы биохимия, биофизика, геохимия и ряд других. К числу пограничных наук следует отнести и геоботанику.

И действительно, она составляет часть ботаники, поскольку изучает сочетания, сообщества растений. В то же время она решает и некоторые общебиологические задачи. Дело в том, что растения входят в состав ценозов вместе с животными и микроорганизмами и фитоценоз вместе с совокупностью животных — зооценозом и совокупностью микроорганизмов — микробоценозом представляет лишь часть биоценоза. Здесь уместно отметить, что степень самостоятельности этих частей различна. Только зеленые растения и некоторые микроорганизмы могут строить органическое вещество из неорганических, используя энергию солнечных лучей или химических экзотермических (протекающих с выделением тепла) реакций. Животные, незеленые растения и остальные микроорганизмы являются потребителями готовых органических веществ. Поэтому автономно существующие сообщества животных представляют редчайшее исключение. Даже если в каких-либо особых условиях (например, в глубинах океана или в пещерах) и существуют животные без зеленых растений, то цепи питания тянутся от этих ценозов к другим и «автономное» существование таких ценозов лишь кажущееся. По-видимому, самостоятельность микробоценозов выше, чем самостоятельность зооценозов, но ниже, чем самостоятельность фитоценозов. К этому следует добавить, что растения, по крайней мере на суше, составляют структурную основу биоценоза, что определяет их ведущую роль в наземных биоценозах.

Фитоценоз, как и биоценоз в целом, — лишь часть биогеоценоза. Биогеоценозом В. Н. Сукачев[1] предложил называть совокупность однородных на известном протяжении земной поверхности природных явлений (атмосферы, горной породы, почвы, гидрологических условий, растительности, животного мира и мира микроорганизмов), представляющую диалектическое единство и характеризующуюся определенным типом обмена веществом и энергией (см. также следующий раздел). Поэтому биоценология и, следовательно, фитоценология — одна из частей биоценологии — входят в состав науки о биогеоценозах — биогеоценологии, представляющей раздел географии[2].

---

[1] См.: «Основы лесной биогеоценологии», 1964.

[2] В последних работах В. Н. Сукачев (см., например, «Основы лесной геоботаники», 1964) стал склоняться к мнению, что биогеоценология — особая наука и «не относится ни к географическим, ни к биологическим наукам», с чем мы не можем согласиться, так как объект ее изучения — биогеоценоз — наименьшая географическая единица.

Это пограничное положение фитоценологии, являющейся в одно и то же время и биологической и географической наукой, иллюстрирует рис. 1. На схеме видно, что биология и география (изображенные большими прямоугольниками *8* и *9*) включают различные науки, из которых некоторые (география растений — *1*, география животных — *2*, география микроорганизмов — *3*, фитоценология — *4*, зооценология — *5*, микробоценология — *6*) входят в состав и биологии и географии. В то же время география растений *1* и фитоценология *4* входят в состав ботаники *10*, география животных *2*

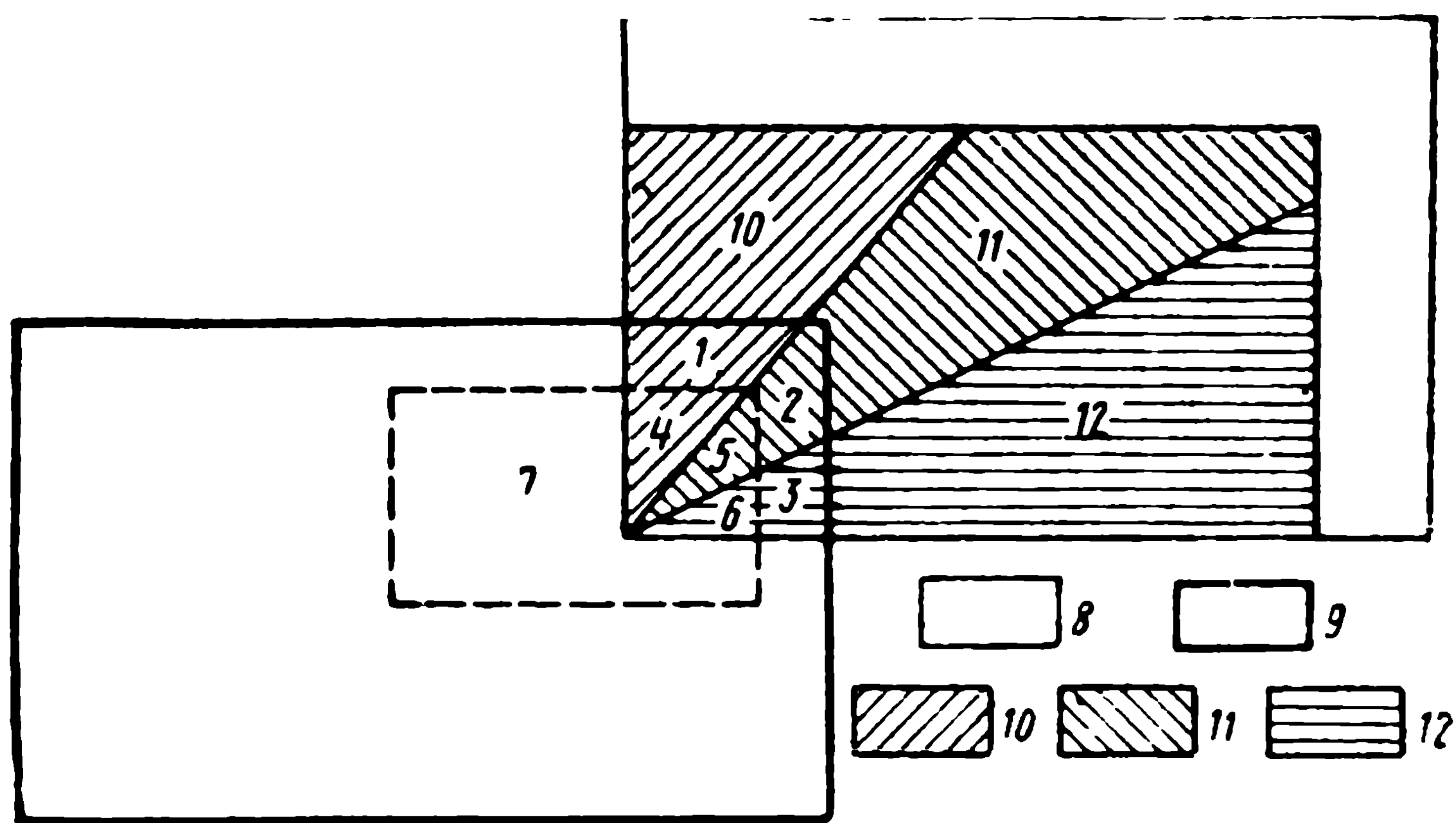


Рис. 1. Место фитоценологии в системе биологических и географических наук

и зооценология *5* — в состав зоологии *11*, география микроорганизмов *3* и микробоценология *6* — в состав микробиологии *12*. Биоценология (*4*+*5*+*6*) вместе с разделами географии, трактующими об условиях жизни биоценозов (незаштрихованная часть прямоугольника *7*), составляют биогеоценологию *7*. Как видно на схеме, фитоценология в одно и то же время является частью ботаники и биогеоценологии.

Из географических наук с фитоценологией наиболее тесно связаны климатология, так как распределение и строение фитоценозов во многом зависят от климата, и в свою очередь фитоценозы оказывают существенное воздействие на местные климатические особенности; почвоведение, так как растительный покров и почва находятся в теснейшем контакте; геоморфология, так как особенности рельефа оказывают весьма значительное влияние на распределение фитоценозов; гидрология, так как водный режим местности существенно воздействует на особенности растительности.

Все перечисленные дисциплины: биоценология, климатология, почвоведение, геоморфология, гидрология — изучают определенные компоненты географического ландшафта. Опираясь на данные этих наук, ландшафтоведение исследует строение и развитие ландшафтов.

Знание геологических особенностей строения местности помогает фитоценологу объяснить характер рисунка растительного ковра, а изучение геологической истории необходимо для суждения об эволюции фитоценозов. В свою очередь различные растительные сообщества служат индикаторами, показателями определенных особенностей строения грунтов (литология, химизм и пр.).

Ботаническая география включает географию растений и географию фитоценозов. В то же время география фитоценозов представляет часть фитоценологии. Таким образом, предметы исследования ботанической географии и фитоценологии лишь частично совпадают.

Кроме общих особенностей растительных сообществ фитоценология изучает и особенности определенных типов фитоценозов. Разные типы служат предметом исследования специальных наук. Так, особенности растительности тундр изучает тундроведение, особенности болот — болотоведение, особенности лесов — лесоведение, особенности лугов — луговедение и т. д. Однако называть эти специальные науки частными разделами фитоценологии было бы не совсем верно, так как каждая из них, помимо фитоценологических задач, имеет и другие. Так, лесоведение, помимо лесной геоботаники, занимается и генетикой древесных пород, болотоведение не только исследует растительный покров болот, но и свойства торфяных залежей, и т. д.

Фитоценология тесно связана с практической деятельностью человека. Эксплуатация и восстановление природных растительных богатств основывается на знании законов существования и воспроизводства этих ресурсов. Поэтому наука о выращивании леса — лесоводство — основана на науке о жизни леса — лесоведении, луговодство — на луговедении и т. д.

На естественных пастбищах, играющих важную роль в хозяйстве тундр и засушливых зон, геоботаник помогает установить наиболее рациональный режим их использования и предельные нагрузки скота. При мелиорации болот и использовании торфяной залежи он по характеру растительного покрова помогает наметить необходимые мероприятия.

Использование дикорастущих эфиромасличных, лекарственных, дубильных и других полезных растений опирается на знание условий их произрастания, их обилия, связи с определенными фитоценозами. Изучая особенности существования сорных растений, фитоценологи помогают выработать наиболее рациональные меры борьбы с сорняками.

Растительные сообщества служат индикаторами, показателями ряда особенностей среды: пригодности почв для распашки, глубины залегания, степени и характера засоления грунтовых вод, показателями литологии и иногда стратиграфии поверхностных геологических отложений, индикаторами различных полезных ископаемых и т. д.

Пушное и охотничье хозяйство опираются на знание защитных

и кормовых особенностей фитоценозов, что также изучает фитоценология.

Геоботаники помогают выявить и охарактеризовать очаги природно-очаговых болезней, облегчая тем самым борьбу с ними.

Очень велика роль геоботаников и в разработке мер охраны природы, в частности в выявлении участков, подлежащих превращению в заповедники.

Наконец, участие геоботаников необходимо при планировании различных отраслей хозяйства на тех или иных территориях.

Мы могли здесь лишь вкратце и далеко не полно отметить практическое приложение геоботаники. Этому вопросу посвящена специальная глава курса (заключение).

ГЛАВА 1
ФИТОЦЕНОЗ И ЕГО МЕСТО В ЛАНДШАФТНОЙ ОБОЛОЧКЕ ЗЕМЛИ

ФИТОЦЕНОЗ

Первое определение растительного сообщества было дано Г. Ф. Морозовым (1904)[1] для леса, а затем распространено В. Н. Сукачевым (1908) на все растительные сообщества. Термин «фитоценоз» был применен в 1915 г. И. К. Пачоским для «чистых зарослей» (образованных одним видом растений), а для всех сообществ — Сукачевым (1917) и Г. Гамсом (Gams, 1918).

В. Н. Сукачев (1956) весьма удачно дает определение фитоценоза: «Фитоценоз, или растительное сообщество, — совокупность растений, произрастающих совместно на однородной территории, характеризующаяся определенным составом, строением, сложением и взаимоотношениями растений как друг с другом, так и с условиями среды. Характер этих взаимоотношений определяется, с одной стороны, жизненными, иначе, экологическими свойствами растений, с другой стороны, свойствами местообитания, т. е. характером климата, почвы и влиянием человека и животных».

Как указывает В. Н. Сукачев, между растениями в фитоценозе существуют отношения двух родов. Во-первых, произрастая рядом, растения одного или разных видов конкурируют друг с другом из-за средств жизни; между ними идет борьба за существование (в том широком метафорическом смысле, как ее понимал Ч. Дарвин). Эта конкуренция, с одной стороны, ослабляет растения, но с другой — составляет основу естественного отбора — важнейшего фактора видообразования и, следовательно, процесса эволюции. Во-вторых, растения в фитоценозе оказывают друг на друга благоприятное воздействие: под пологом деревьев обитают тенелюбивые травы, которые не могут расти или плохо растут на открытых местах; на стволы деревьев и ветви кустарников поднимаются растения со слабыми, вьющимися или карабкающимися стеблями — лианы, на которых в свою очередь поселяются не связанные с почвой эпифиты.

---

[1] Еще ранее, в 1888 г., С. И. Коржинский определил характерные признаки растительной формации, которой он придавал значение, близкое к современному пониманию растительного сообщества.

В процессе естественного отбора в состав фитоценоза вошли такие виды, которые взаимосвязаны друг с другом или зависят друг от друга. В него входят не только цветковые, голосеменные, папоротникообразные растения, плауны, хвощи, мхи, но и другие, низшие растительные организмы: грибы, водоросли, бактерии, лишайники. Однако до настоящего времени в фитоценологических исследованиях низшие растения, за исключением лишайников, редко учитывали, что было серьезным пробелом, так как в ряде случаев роль этих растений в жизни фитоценоза весьма велика.

Сказанное о роли естественного отбора в формировании состава фитоценозов верно лишь для сложившихся естественных фитоценозов. Культурные фитоценозы, созданные человеком, как правило (за исключением искусственных древесных и кустарниковых насаждений, а также сеяных лугов, в дальнейшем не подвергающихся повседневному уходу), характеризуются тем, что воздействие человека преобладает здесь над влиянием природных факторов, поэтому вполне понятно, что их состав определяется не действием естественного отбора, а влиянием агротехники и подбором высеваемых растений.

Точно так же в фитоценозах, развивающихся на ранее лишенных растительного покрова участках, на первых стадиях развития отсутствует прямое влияние отдельных растений друг на друга и поэтому взаимосвязи между отдельными видами еще не выражены.

В качестве примера фитоценоза охарактеризуем елово-пихтово-липовый лес в верхней части склона коренного берега р. Сылвы в Кишертском районе Пермской области.

Древостой образован здесь широколиственной породой — липой (*Tilia cordata*) и двумя темнохвойными породами — елью сибирской (*Picea obovata*) и пихтой сибирской (*Abies sibirica*). Все три породы образуют один ярус (имеют примерно одинаковую высоту), в котором заметна примесь еще двух широколиственных пород — ильма (*Ulmus scabra*) и клена остролистного (*Acer platanoides*). В этом верхнем древесном ярусе можно различить деревья хорошо растущие и плохо растущие, более слабые, угнетенные, имеющие меньшую высоту и хуже развитую крону. Деревья смыкаются кронами и под их пологом царит полумрак. Если верхний древесный ярус хорошо выражен, то нижний древесный ярус носит фрагментарный характер, так как представлен немногочисленными особями растений, не образующих сплошного сомкнутого покрова. В этом ярусе встречаются невысокие деревца — рябина (*Sorbus aucuparia*)'и черемуха (*Padus racemosa*).

Дальнейшее существование этого леса обеспечивается подростом — молодыми деревьями тех же видов, которые образуют древостой, имеющий разные возраст и высоту.

Ярус кустарников также фрагментарен. Встречаются низкие кустарники — калина (*Viburnum opulus*), жимолость пушистая (*Lonicera xylosteum*), бересклет бородавчатый (*Evonymus verrucosa*) и др.

Травостой может быть расчленен на три яруса. Верхний ярус образован высокими растениями — злаками (овсяница гигантская — *Festuca gigantea*, овсяница лесная — *F. silvatica*) и двудольными (колокольчики крапиволистный — *Campanula trachelium* и широколистный — *C. latifolia*, воронец колосистый — *Actaea spicata* и др.). В ярус средних трав входят: осоки пальчатая (*Carex digitata*) и горная (*C. montana*), медуница неясная (*Pulmonaria obscura*), звездчатки ланцетолистная (*Stellaria holostea*) и лесная (*S. nemorum*), живучка ползучая (*Ajuga reptans*) и др. Наконец, к ярусу низких трав следует отнести кислицу (*Oxalis acetosella*) и копытень европейский (*Asarum europaeum*) и др.

Не все травы развиваются здесь одновременно. Одни из них — ветреница алтайская (*Anemone altaica*), медуница неясная (*Pulmonaria obscura*) и др. — распускают свои цветки в тот короткий период, когда лиственные деревья, господствующие в древостое, еще не распустили листвы и потому в лесу гораздо светлее, чем летом. После отцветания и плодоношения эти растения сохраняют только подземные органы (ветреница алтайская) или развивают широкие прикорневые листья, сменяющие цветоносные стебли, отмирающие к лету (медуница). Другие травянистые растения (и их большинство) развивают цветки в конце весны или летом, когда лес уже становится тенистым.

Одни из обитающих здесь травянистых растений свойственны широколиственным лесам (ветреница алтайская, медуница неясная, овсяницы гигантская и лесная и др.), другие — типичные растения темнохвойной тайги (кислица — *Oxalis acetosella*, майник двулистный — *Majanthemum bifolium*, седмичник европейский — *Trientalis europaea* и др.).

Поверхность почвы в лесу покрыта слоем опавших листьев деревьев и кустарников, остатками надземных частей травянистых растений, поэтому мохового покрова на почве нет, он образует лишь пятна на повышенных элементах микрорельефа, на выступающих над поверхностью почвы корнях деревьев и т. п.

Таким образом, в этом лесу можно выделить семь надземных ярусов: два древесных (нижний из них фрагментарный), один кустарниковый (фрагментарный), три травянистых и один моховой (фрагментарный).

Выкопав в таком лесу траншею, можно наблюдать и подземную ярусность (правда, менее резко выраженную, чем надземная): корни и корневища трав располагаются в менее глубоких горизонтах почвы, корни кустарников и деревьев — в более глубоких. Благодаря подземной ярусности растения используют разные слои почвы для получения влаги и питательных веществ.

Для фитоценоза характерно неодновременное развитие разных растений в течение вегетационного периода. Неодновременность развития ясно выражена в надземных ярусах растительного покрова и значительно слабее — в подземных.

Кроме растений, образующих ярусы, в описываемом фитоценозе можно выделить и так называемые внеярусные растения, на-

пример одну из немногих лиан северных лесов — ломонос сибирский (*Atragene sibirica*), довольно многочисленные эпифиты, т. е. растения, использующие стволы и ветви деревьев и кустарников как место прикрепления, но не паразитирующие на этих деревьях. Эпифиты представлены здесь низшими растениями — лишайниками и некоторыми водорослями, а также мхами.

Растения, входящие в состав фитоценоза, различаются по своему обилию: одни из них встречаются в столь значительном количестве, что образуют сплошной покров, другие редки, третьи единичны.

Таким образом, фитоценоз характеризуется определенным набором образующих его растений (видовым составом), определенным их обилием, определенной структурой и приуроченностью к определенному местообитанию. Вследствие изменения среды растениями фитоценоз создает свою среду — фитосреду. При этом условия среды в разных частях фитоценоза (на поверхности почвы, на стволах и в кронах деревьев, на разной высоте над поверхностью почвы и т. д.) неодинаковы. Как указывает В. Н. Сукачев, в фитоценозе, развивающемся на первоначально однородной территории, в результате дифференциации условий устанавливается, по удачному выражению П. Д. Ярошенко (1953), «однородный комплекс микросред».

Термин «фитоценоз» следует применять только к конкретным участкам растительного покрова, соответствующим приведенному выше определению.

Типологическую единицу фитоценозов называют ассоциацией. Проводя аналогию, можно сказать, что фитоценоз и ассоциация так относятся друг к другу, как конкретное растение и вид этого растения. Иными словами, совокупность однотипных фитоценозов представляет ассоциацию. Ассоциация — первая ступень в системе таксономических единиц растительного покрова различного ранга. Последующие ступени составляют: группа ассоциаций, формация, группа формаций, класс формаций, тип растительности; имеются и некоторые промежуточные категории.

Такое обилие иерархических ступеней вызывает потребность в особом термине, который можно было бы применять к таксономической категории любого ранга. Г. Дюрье (Du-Rietz, 1936) в качестве такого термина предложил «растительное сообщество». Вероятно, это правильно. Растительным сообществом является и еловый лес-кисличник с напочвенным покровом из зеленых мхов, и еловый лес вообще, и лес вообще. Дюрье полагал возможным применять этот термин не только к различным таксономическим единицам, но даже к подразделениям фитоценоза (например, к синузиям, о которых речь пойдет далее), что неправильно.

В. Н. Сукачев неоднократно указывал, что термин «фитоценоз» (растительное сообщество) можно применять и к конкретным участкам растительного покрова, и для обозначения таксономических единиц различных рангов: ассоциации, формации, типа растительности и т. д.

В. В. Алехин, его единомышленники и ученики (Н. Я. Кац, Г. И. Дохман, Н. А. Прозоровский и др.) иначе понимают основные термины фитоценологии. Представители этой школы, получившей в истории геоботаники наименование московской, в отличие от ленинградской школы, возглавлявшейся В. Н. Сукачевым, считают, что термин «фитоценоз» можно применять только в неопределенном смысле, т. е. для обозначения таксономических единиц различных рангов, а конкретный однородный участок растительности следует называть участком ассоциации. Между терминами «фитоценоз» и «растительное сообщество» эти ученые, как и В. Н. Сукачев, ставят знак равенства. Впрочем, в последние годы точка зрения московской школы изменилась (например, в книге В. В. Алехина, изданной в 1950 г., говорится, что «растительное сообщество... это растительные объединения как более крупного, так и более мелкого объема, как лес вообще, так и лес хвойный, и подразделения последнего, а также данный конкретный его участок»). Таким образом, представители московской геоботанической школы предлагают здесь термины «фитоценоз» и «растительное сообщество» применять и к конкретным участкам растительного покрова, и к различным таксономическим категориям фитоценологии. Нам представляется правильным употребление наименования «растительное сообщество» в качестве термина, не имеющего определенного объема, а для обозначения конкретного участка — «фитоценоз».

Всякое ли сочетание растений нужно считать фитоценозом, и если не всякое, то какие критерии существуют для того, чтобы отличать фитоценоз от других сочетаний растений?

Существенными признаками фитоценоза В. Н. Сукачев считает фитоценотические отношения (отношения между растениями) и существование фитоценотической среды. Но фитоценотическая среда начинает формироваться еще в то время, когда отдельные растения, появившиеся на ранее лишенной или не имевшей связного растительного покрова территории, растут разобщенно, не образуя сплошного покрова. И действительно, уже на первых стадиях развития растительности изменяются условия микроклимата, с мертвыми растениями в почву или в грунт вносятся одни химические вещества, а живыми растениями извлекаются другие, изменяется характер микрорельефа (например, образуются шлейфы из пылеватых и песчаных частиц у стеблей растений), словом, происходит преобразование среды растениями. Очевидно, несколько позже, чем воздействие растений на их местообитание, начинается взаимодействие между растениями — оно может иметь место только при определенной густоте растительного покрова. Однако подметить этот момент, когда начинается взаимодействие между растениями, очень трудно, поскольку оно не всегда предполагает прямой контакт между организмами. Поэтому различные стадии развития растительного покрова, кроме, может быть, самых первых моментов поселения растений на территории, ранее лишенной растительности, следует относить к фитоценозам.

Другой вопрос — различная степень выраженности фитоценотической среды и степень выраженности отношений между растениями в фитоценозах. В. Н. Сукачев указывал, что в некоторых пустынях растительный покров настолько разрежен, что его нельзя считать образованным из фитоценозов. Однако при такой разреженности покрова очень трудно определить степень воздействия друг на друга корневых систем растений и почти невозможно при существующих методах исследования выяснить степень влияния на среду и на другие растительные организмы микроскопических растений — водорослей и бактерий, которое может быть весьма значительным. Поэтому, вероятно, каждый участок длительно существующего и, следовательно, приспособившегося к среде растительного покрова следует расчленять на фитоценозы. При этом, как было сказано, воздействие растительных организмов на среду может быть там, где еще нет влияния растений друг на друга, поэтому первый по времени появления признак фитоценоза — создание фитосреды и лишь второй — наиболее существенная особенность фитоценоза — наличие фитоценотических отношений.

Но В. В. Алехин (Г Вальтер, В. Алехин, 1936) справедливо указывает, что если основной критерий фитоценоза — фитоценотическая среда, или, точнее, влияние растений на среду, то фитоценозом можно считать и два рядом растущих на улице дерева, и несколько растений, посаженных в цветочный горшок. Чтобы избежать такого расширительного понимания фитоценоза, в качестве дополнительного критерия можно взять, как это делает Б. А. Быков (1957), определенный минимальный размер площади, на которой развит фитоценоз. Однако не вполне ясно, почему он считает, что диаметр территории, занимаемой фитоценозом, должен примерно в пять раз и более превышать высоту растений, образующих фитоценоз. Как же все-таки определить этот размер площади? Очевидно, наименьшая территория, на которой может быть развит фитоценоз, должна иметь такие размеры, чтобы все признаки самого фитоценоза (видовой состав, структура и проч.), а также все основные особенности почвы, микроклимата, микрорельефа поверхности, словом, особенности фитосреды, могли бы проявиться на этой территории. Само собой разумеется, что для разных фитоценозов размеры этой наименьшей территории неодинаковы: чем проще строение фитоценоза, чем меньше его влияние на среду обитания, тем меньше размеры территории. Они меньше для лугов по сравнению с лесами умеренного пояса и для лесов умеренного пояса по сравнению с тропическими лесами.

В противоположность точке зрения В. Н. Сукачева и ряда других ученых В. В. Алехин и многие другие представители московской фитоценологической школы полагают, что фитоценоз есть не всякое собрание растительных видов, а лишь сочетание вполне закономерное, сложившееся в результате длительного исторического процесса и находящееся в связи с внешними условиями существования. В связи с этим в качестве одного из обязательных признаков сообщества выдвигается «способность к восстановлению» или

«способность к относительному восстановлению» (Прозоровский, 1956). С этой точки зрения нельзя считать фитоценозами культурную растительность, группировки растений, поселяющиеся на лишенных растительности участках, а также все те естественные сочетания растений, которые не восстанавливаются после их нарушения или уничтожения. Так, нельзя было бы считать фитоценозами не только вторичные березовые или осиновые леса, появляющиеся на месте первичных после их вырубания, но и первичные северные леса умеренного пояса, обитающие на участках с неглубоко залегающими грунтовыми водами, так как эти леса после вырубки или выгорания не возобновляются, а площади лесосек и гарей заболачиваются.

Вряд ли такая точка зрения может быть признана правильной: ведь и в культурных сообществах, и в первичных и вторичных лесах, и в пионерных группировках растений (может быть, за исключением самых начальных стадий их существования) есть те признаки, которые составляют существенные особенности фитоценоза — создание фитосреды и наличие фитоценотических отношений.

Нередко зарубежные ученые — А. Тенсли (Tansley, 1932), Ж. Браун-Бланке (Braun-Blanquet, 1964) — относят к числу сообществ сочетания растений, зависимые от других растений. Так, Тенсли в качестве примера сообщества приводит зеленый налет водоросли *Protococcus* на стволе дерева, а Браун-Бланке — сообщества лишайников *Xanthoria*, *Usnea*, *Graphidium*, *Schizogonium* на коре деревьев и кустарников. Мы исходим из понимания фитоценоза как географического явления. Каждый наземный фитоценоз занимает определенную территорию со свойственными ей особенностями гидрологического режима, микрорельефа, микроклимата, почв. С этой точки зрения приводимые примеры относятся не к фитоценозам, а к их структурным частям.

Не все ученые признают реальность существования фитоценозов.

Вопрос о трудностях, связанных с выделением фитоценозов, был поставлен Л. Г. Раменским (1910, 1925, 1937, 1938), который считал, что «способность растений образовывать разнообразные сочетания прямо-таки неисчерпаема». Поэтому он полагает, что наблюдающиеся иногда резкие границы между фитоценозами — лишь частный случай, обычно же переходы постепенны, незаметны. Эта постепенность переходов — следствие постепенного изменения экологических особенностей местообитания. Если изменяющиеся значения какого-либо фактора (например, условий увлажнения, засоления и т. д.) нанести на график, то им будут соответствовать и постепенно сменяющие друг друга сочетания видов растений. В связи с этим вопрос о выделении (на графике и на местности) границ того или иного фитоценоза оказывается, по Раменскому, до некоторой степени условным и зависит не только от родства этого фитоценоза с соседними, но и от «целевой установки работы». Иными словами, границы между двумя фитоценозами могут быть в разных случаях проведены неодинаково. Поэтому сам

Раменский предпочитает говорить не о фитоценозах, а о растительных группировках, и некоторые геоботаники называют его учение «фитоценологией без фитоценозов».

В настоящее время учение о непрерывности растительного покрова, или, как его часто называют, учение о континууме, получило широкое распространение, особенно в работах американских ученых: X. Глизона (Gleason, 1939), Д. Куртиса (Curtis, 1955, 1958), Р. Уиттекера (Whittaker, 1953, 1956, 1960), Ф. Иглера (Egler, 1951, 1954), польского исследователя В. Матушкевича (Matuszkiewicz, 1948). Основная идея этого учения — невозможность уложить все разнообразие сочетаний растений с множеством различных переходных группировок в ограниченное число ассоциаций. Сторонники этой концепции, как правило, считают ассоциации условными, абстрактными категориями, не существующими в природе, хотя, как полагают некоторые из них, полезными с практической или теоретической точки зрения. В связи с этим вопрос о существовании резких или постепенных границ между фитоценозами приобретает существенное значение. Л. Г. Раменский и другие сторонники теории континуума полагают, что правилом являются постепенные, неясные границы, а исключением — резкие. Так, Раменский (1938) писал: «Мы нередко наблюдаем в природе резкие границы ценозов при кажущейся непрерывной смене внешних условий (на равномерном склоне и т. п.); во-первых, очень часто эта непрерывность условий действительно только кажущаяся, во-вторых, резкие границы — частный случай, которому можно противопоставить более многочисленные случаи плавных переходов. Эти резкие переходы отражают... влияние на среду растений-эдификаторов[1]... В-третьих, расширив рамки исследования, мы всегда обнаруживаем новые и новые сочетания растений, переходные и комбинированные, заполняющие все первоначально констатированные скачки». Т. А. Работнов (1967) отмечает, что имеется непрерывность локальная (частная), когда постепенные переходы от одного фитоценоза к другому осуществляются в каком-то конкретном участке, и непрерывность общая, «которая состоит в том, что переходные образования между двумя ценозами могут быть не выражены в данном месте, но занимать значительные площади в другом месте и даже встречаться там, где этих ценозов нет или есть только один из них».

Другие исследователи, например Сукачев, Дюрье, в противоположность взгляду Раменского и других указанных ученых, считают, что, как правило, границы между ассоциациями резкие, но иногда возможны и плавные переходы. Мы полагаем, что плавные переходы от одного ценоза к другому чаще наблюдаются там, где влияние эдификаторов не столь уж сильно изменяет среду, например на лугах, а резкие — там, где один мощный эдификатор сменяется другим (например, на границах участков леса, образованных различными древесными породами). Как указывал Б. А. Бы-

[1] Эдификаторами называются виды, определяющие структуру и специфические условия жизни в сообществе. Подробнее о них будет сказано ниже.

ков (1957), эдификаторы своим влиянием в значительной степени определяют резкость границ даже при постепенной смене условий местообитания. Поэтому «границы растительных ассоциаций бесспорно намечены в природе резче, нежели границы местообитаний» (Ниценко, 1948).

В целом можно полагать, что растительный покров — один из ярких примеров проявления диалектического закона единства противоположностей, в данном случае — единства прерывности и непрерывности. Количественное изменение условий существования растительности, даже если оно происходит плавно, постепенно (что бывает далеко не всегда) приводит в определенных точках к качественному, скачкообразному изменению растительного покрова [1]. Этот скачок может быть более или менее заметным, но он существует и определяет возможность выделения отдельных фитоценозов и возможность установления типов фитоценозов, т. е. ассоциаций [2].

Отметим попутно, что фитоценозы, относящиеся к одной и той же ассоциации, располагаются разбросанно, в некотором удалении один от другого. Обычно фитоценоз, относящийся к одной ассоциации, граничит с фитоценозами, принадлежащими к другим ассоциациям. Таким образом, на местности обычно встречаются сочетания фитоценозов, нередко довольно заметно отличающиеся друг от друга. Это связано с сочетанием и других природных компонентов, образующих географические категории различного ранга — так называемые природно-территориальные комплексы. Именно с такими сочетаниями фитоценозов обычно и приходится иметь дело при использовании растительных ресурсов.

БИОЦЕНОЗ

Фитоценоз с его животным населением представляет собой биоценоз. Е. Н. Павловский и Г. А. Новиков дают (1950) следующее определение биоценоза: «биоценоз... — совокупность растений и животных [3], населяющих участок среды обитания с более или менее однородными условиями существования (биотоп), образовавшаяся естественно или под влиянием деятельности человека, непрерывно развивающаяся и характеризующаяся определенными взаимоотношениями между членами биоценоза и между биоценозом и средой обитания».

Термин «биоценоз», как и термин «фитоценоз», необходимо применять только для обозначения конкретной совокупности жи-

---

[1] Само собой разумеется, что при резком изменении условий существования растительности, например при смене одной коренной породы другой или при переходе от одного элемента рельефа к другому, границы фитоценозов выражены весьма резко.

[2] К рассмотрению вопроса о континууме растительного покрова мы еще вернемся в главе о классификации сообществ.

[3] Некоторые ученые добавляют «и микроорганизмов». Во всяком случае под биоценозом подразумевается совокупность всех организмов, населяющих участок с однородными условиями обитаний.

вотных и растений, обитающих на однородном участке территории. Для обозначения же таксономических единиц различных рангов употребляют термин «сообщество», аналогично тому как в фитоценологии применяют термин «растительное сообщество».

Первую таксономическую единицу биоценозов — тип биоценозов — можно называть, как и первую таксономическую единицу фитоценозов, ассоциацией, прибавляя для отличия ее от растительной ассоциации прилагательное «биоценотическая».

Биоценоз, как и фитоценоз, представляет собой не только биологическое, но и географическое понятие. Он всегда развит на определенной территории (или акватории) со свойственными ей особенностями почв, грунтов, микроклимата и других факторов, которые в совокупности в неизмененном организмами виде называют экотопом; в результате воздействия биоценоза экотоп превращается в биотоп. Таким образом, каждому биоценозу свойствен свой биотоп. Поэтому совершенно не правы ученые, считающие возможным называть биоценозом совокупность живых существ, обитающих, например, на листьях какого-либо дерева, или совокупность паразитов, обитающих в кишечном тракте какого-либо животного. Эти взгляды, по-видимому, впервые развил Т. Даль (Dahl, 1903, 1904, 1908). На точке зрения признания биоценозом совокупности паразитов, обитающих в организме животного, стоит Е. Н. Павловский.

В американской литературе для обозначения совокупности растительности и животного населения часто применяют термин «биом». Но, во-первых, биом понимается очень широко и не имеет определенного объема, хотя, как указывает Д. Карпентер (Carpenter, 1956), обычно применяется к сообществу в ранге формации. Так, Ф. Клементс и В. Шелфорд (Clements and Shelford, 1939) в качестве примеров биома приводят животное и растительное население тундры, степи, пустыни, хвойного леса, лиственного леса с опадающей листвой. Этот термин является синонимом термина «сообщество». При его употреблении следует иметь в виду, что английские и американские авторы склонны считать биом социальным, или комплексным, организмом, что недопустимо с методологической точки зрения, так как в сообществе существуют только биологические, а отнюдь не социальные закономерности. К тому же происходящие в сообществе процессы и связи между отдельными его частями, степень целостности, единства сообщества резко отличны от процессов, связей между частями и степени целостности организма. Поэтому любая аналогия между биоценозом и организмом поверхностна и неправильна.

Как было сказано, в состав биоценоза входят растительность и животное население однородного участка биосферы. Поэтому обычно биоценоз подразделяют на фитоценоз и зооценоз, а в последнее время в составе биоценоза выделяют и микробоценоз — сообщество микроорганизмов (см., например, Сукачев, 1964, Звягинцев, 1966).

Несомненно, роль всех трех компонентов — растений, животных

и микроорганизмов — в биоценозе различна. Неодинакова и степень зависимости одной группы от другой, хотя все они тесно связаны.

Так, растения образуют относительно постоянную структуру биоценоза благодаря своей неподвижности, в то время как животные не могут служить структурной основой сообщества, во всяком случае в наземных биоценозах. Иное наблюдается лишь в некоторых биоценозах морского дна, где сидячие животные участвуют в образовании структуры биоценоза. Микроорганизмы, хотя в большинстве и не прикреплены к субстрату, активно передвигаются лишь с очень небольшой скоростью; вода и воздух переносят их пассивно на значительные расстояния. В структуре наземных биоценозов значительную роль могут играть почвенные микроорганизмы.

Животные зависят от растений, поскольку животные не могут строить органическое вещество из неорганического. Некоторые микроорганизмы (как все зеленые, так и ряд незеленых) в этом отношении автономны, так как способны к построению органического вещества из неорганического за счет энергии солнечных лучей или энергии, выделяемой при химических реакциях окисления. В то же время ряд микроорганизмов играет большую роль в разложении мертвых органических веществ до минеральных, т. е. в процессе, без которого нормальное существование биоценозов было бы невозможным. Таким образом, все три группы организмов участвуют в круговороте веществ в биоценозе. Тем не менее различия в экологических особенностях организмов, составляющих эти три группы, настолько велики, что и методы их исследования заметно различаются. Поэтому существование трех отраслей знания — фитоценологии, зооценологии и микробоценологии, изучающих соответственно фитоценозы, зооценозы и микробоценозы, — вполне правомерно.

Однако существует взгляд относительно нецелесообразности самостоятельного рассмотрения фитоценозов и зооценозов. Так, Д. Н. Кашкаров (1934) полагал, что в природе существуют лишь биоценозы, состоящие из растений и животных, и изучает их биоценология; если и признавалась целесообразность выделения зооценозов, то только для удобства изучения.

В действительности фитоценоз относительно гораздо более независим от других компонентов ландшафта, чем животное население — зооценоз, и на суше неизмеримо лучше выражен структурно, хотя тесно связан и с животным населением биоценоза, и с микроклиматом, и с почвами, и с рельефом. Но поскольку каждый фитоценоз и зооценоз являются чем-то целостным, совокупностью тесно связанных организмов, постольку их целесообразно выделять в качестве самостоятельных категорий биоценологии. Обычно изучению подвергался либо фитоценоз, либо биоценоз в целом. В последнем случае, если исследования проводились зоологами, лучше было изучено животное население. Специальных зооценологических работ не проводилось. Исследования микробоценозов также были начаты лишь в последние годы.

Вопрос о соотношении между фитоценозом и зооценозом осложняется еще и тем, что не все животные в течение своей жизни связаны с одним и тем же фитоценозом (Воронов, 1968). Меньшей подвижностью отличаются бескрылые беспозвоночные животные, крылатые же формы насекомых могут преодолевать значительные расстояния, посещая в течение дня или день за днем несколько фитоценозов. Позвоночным животным свойственны ежесуточные, сезонные и непериодические перемещения; при сезонных и непериодических перемещениях позвоночные могут преодолевать многие тысячи километров. Различают смену фитоценозов животными в процессе их развития (метаморфоз), по сезонам и в течение суток. При этом характер пребывания животного в том или ином фитоценозе и вообще в том или ином районе может сильно различаться. В пределах того или иного фитоценоза они размножаются, кормятся, отдыхают во время пролета или кочевки, зимуют. В связи с этим и роль животного в жизни фитоценоза неодинакова, как различны сроки его пребывания в этом фитоценозе и те жизненные функции, которые в этом фитоценозе осуществляются.

Мы полагаем, что животных, проводящих жизнь в нескольких фитоценозах (а таких, по-видимому, большинство), следует именовать межценозными.

Существует и другая точка зрения на соотношение между фитоценозом и зооценозом. Так, А. П. Шенников (1964) пишет: «...подвижность животного населения, его огромное разнообразие и более сложные связи многих животных друг с другом делают зооценотические отношения отличными от фитоценотических и создают зооценозы, территориально не совпадающие с границами какого-либо одного фитоценоза». С этой точки зрения зооценоз может быть, очевидно, и крупнее и мельче фитоценоза. Однако неясно, по какой группе животных устанавливать границы такого зооценоза: по малоподвижным насекомым, например червецам или тлям, популяции которых не выходят за пределы одного фитоценоза; по более подвижным насекомым — саранчовым, бабочкам, сменяющим несколько фитоценозов в течение жизни; по мелким млекопитающим, крупным млекопитающим, для которых характерны далекие миграции, или по перелетным птицам, которые передвигаются в течение года иногда на тысячи километров. Найти рациональное решение здесь трудно. Провести границы зооценоза так, чтобы он охватывал все основные группы обитающих в нем животных, невозможно. Нам кажется, что единственно возможный способ установления границ зооценоза — проведение их по границам соответствующего фитоценоза, т. е., иными словами, следует признать совпадение территорий фитоценоза и зооценоза, составляющих вместе с микробоценозом единый биоценоз.

БИОГЕОЦЕНОЗ И РОДСТВЕННЫЕ ПОНЯТИЯ

Биоценоз (понимаемый как совокупность фитоценоза, зооценоза и микробоценоза, развитых на однородном участке территории

или акватории) вместе с биотопом (совокупностью абиотических, неживых компонентов природной среды, характерных для этого участка) образуют биогеоценоз.

Автор этого понятия, В. Н. Сукачев, в одной из последних своих работ (1964) дает следующее определение биогеоценоза: «Биогеоценоз — это совокупность на известном протяжении земной поверхности однородных природных явлений (атмосферы, горной породы, растительности, животного мира и мира микроорганизмов, почвы и гидрологических условий), имеющая свою особую специфику взаимодействий этих слагающих ее компонентов и определенный тип обмена веществом и энергией их между собой и с другими явлениями природы и представляющая внутренне противоречивое диалектическое единство, находящееся в постоянном движении, развитии».

Более кратко биогеоценоз можно определить как совокупность биоценоза с его биотопом.

В определении, данном Сукачевым биогеоценозу, подчеркивается, во-первых, существование особого типа обмена веществ и энергии, а во-вторых — диалектическое единство компонентов.

Еще в большей мере, чем фитоценоз и биоценоз, биогеоценоз представляет географическое понятие. Это понятие отражает единство жизни и ее среды.

Как указывают Н. В. Тимофеев-Ресовский и А. Н. Тюрюканов (1966), характерная особенность биогеоценоза заключается в том, что через территорию (или акваторию), занимаемую биогеоценозом, не проходит ни одна существенная биоценотическая, почвенно-геохимическая, геоморфологическая и микроклиматическая граница. Эта особенность и определяет однородность биогеоценоза. Эти же авторы отмечают, что биогеоценоз представляет элементарную единицу биосферы; это наименьшая единица, в которой осуществляются в биосфере биогеохимическая работа и вещественно-энергетический круговорот. Ни одна из частей биогеоценоза не в состоянии полностью осуществить этот круговорот.

Границы биогеоценоза определяются, по В. Н. Сукачеву, границами фитоценоза.

Примеры биогеоценозов: ельник-долгомошник на подножье делювиального склона южной экспозиции моренного холма на подзолисто-глеевой среднесуглинистой почве; разнотравно-морковниковая красноковыльная степь на вершине пологой гряды на южном малогумусном суглинистом черноземе; щучковый луг в неглубоком понижении поймы реки, сложенном с поверхности суглинистым аллювием, на пойменной дерново-глееватой среднесуглинистой почве.

Какой критерий следует положить в основу проведения грани между биогеоценозом и его частью, например можно ли считать особым биогеоценозом холм, построенный термитами, кочку в болоте, отдельное дерево, выброс из норы землероя и т. д.?

А. И. Перельман (1961) указывает, что при отнесении какого-либо участка земной поверхности к биогеоценозу (или, как он его называет вслед за Б. Б. Полыновым, к элементарному ландшафту)

необходимо учитывать, что данный элементарный ландшафт может в другом месте распространяться на значительную территорию, даже если он представлен в данной точке незначительным по площади участком. Поэтому пятно солонца в 10 $м^2$ можно и следует считать элементарным ландшафтом, а выброс из норы сурка площадью 25 $м^2$ и более элементарным ландшафтом (биогеоценозом) не является.

Таким образом, сильное варьирование размеров занятой территории, иногда даже на несколько порядков величин (например, от десятков квадратных метров до квадратных километров), — признак биогеоценоза. Кочки же, выбросы из нор землероя и прочее представляют лишь части биогеоценоза.

В русской и зарубежной литературе существует ряд терминов, более или менее близких по смыслу к термину «биогеоценоз», иногда тождественных ему. Таковы «экосистема», «фация», «элементарный ландшафт», «микроландшафт», «микрокосм», «голоцен», «биохора», «биосистема», «экотоп», «флизе», «сайт». Ввиду широкого распространения многих из этих терминов на них следует остановиться.

Термин «экосистема» был введен в 1935 г. А. Тенсли (Tansley), который предложил это наименование для совокупности живых организмов и окружающей их среды в их взаимодействии. П. Дювиньо (Duvigneaud, 1962) дает такое определение этому понятию: «Экосистема есть функциональная система, которая включает сообщество живых существ и окружающую их среду». Объем экосистемы может быть весьма различным: пень дерева с его обитателями, аквариум с рыбами, моллюсками и зелеными растениями (микроэкосистема), озеро, лесной массив (мезоэкосистема), океан (макроэкосистема) — вот примеры экосистем. Гигантскую экосистему представляет биосфера земного шара. И. Шмитхюзен (1966) для обозначения единства биоценоза и биотопа предпочитает термин «голоцен», введенный К. Фридериксом (Friederichs) в 1930 г., а экосистему понимает как экологически функциональную систему голоцена, т. е. совокупность абиотически и биотически обусловленных процессов, происходящих в голоцене. Близки по смыслу к экосистеме (в понимании Тенсли и Дювиньо) и голоцену термины «микрокосм», предложенный С. Форбсом (Forbes, 1887), «биосистема» — А. Тинеманном (Thienemann, 1941), «биохора» — Пальманом (Palmann, 1948), «экотоп»[1] — К. Троллем (Troll, 1950), и некоторые другие. В понимании этих терминов также нет единообразия. Так, И. Шмитхюзен придает экотопу типологическое значение, считая его типом экосистемы, основной единицей ландшафта, а под биохорой понимает область одного голоцена, одной экосистемы, одного экотопа, одного биотопа.

Р. И. Аболин (1914) предложил поверхностную оболочку Земли, где рельеф, грунты, почва и растительность, называемые им эпигенами, сочетаются и взаимодействуют между собой, называть

[1] Уже указывалось, что в СССР под экотопом обычно понимается совокупность условий местообитания, не измененных живыми организмами.

эпигенемой, а участки эпигенемы, на которых эпигены и их взаимодействия одинаковы, — эпиморфами. Очевидно, эпиморфа Аболина близка к биогеоценозу.

Из перечисленных терминов наиболее распространенный за рубежом и отчасти в СССР — «экосистема».

Мы полагаем, что экосистемой можно было бы называть совокупность организмов и их среды любого объема, т. е. считать ее понятием неопределенного объема, подобно растительному сообществу в фитоценологии и сообществу в биоценологии. При этом, естественно, нельзя считать экосистемой какую-либо часть биогеоценоза (пень, дерево, муравейник и т. д.). Несколько иное значение имеет термин «сайт» (site — местоположение), предложенный Г Хиллсом (Hills) в 1959 г. на IX Международном ботаническом конгрессе в Канаде (см. Hills, 1960). Автор обозначает этим термином совокупность всех природных условий, с которыми следует считаться лесоводу при выращивании леса и эксплуатации лесной продукции. В это понятие входит совокупность климата, почв, растений и животных. Особое внимание из всех компонентов уделяется почве. Автор рассматривает сайт как частный случай экосистемы.

Географы для обозначения наименьшей однородной в природном отношении части земной поверхности применяют различные понятия: «элементарный ландшафт» (Полынов, 1925, Пономарев, 1937); «микроландшафт» (Ларин, 1926), «эпиморфа» (Аболин, 1914), «фация» (Берг, 1945 и др.); в ГДР Зигель (Siegel, 1959) предложил для наименования наименьшей пространственной единицы, выделяемой при природно-территориальном районировании, термин «флизе» (Fliese).

Все эти термины близки по своему значению, хотя некоторые из них разными исследователями понимаются неодинаково.

В СССР наибольшей популярностью пользуется термин «фация». По определению Г Н. Анненской, А. А. Видиной и других авторов, работающих под руководством Н. А. Солнцева (1963), «фация — это такой природный территориальный комплекс, на всем протяжении которого сохраняются одинаковая литология поверхностных пород, одинаковый характер рельефа и увлажнения, один микроклимат, одна почвенная разность и один биоценоз». В этом понимании фация необычайно близка к биогеоценозу. Можно только отметить, что в ландшафтах, лишенных жизни, например на ледяном щите Антарктиды (если там нет микроорганизмов), можно выделить фации, для которых существование растительного покрова и животного населения необязательно, но нельзя выделить биогеоценозы, так как в биогеоценозе обязательно присутствуют живые организмы[1].

В последнее время Н. А. Солнцев уточнил представление о фации (1967). Он указывает, что критерии, на основе которых выде-

---

[1] Этот термин применялся также Л. С. Бергом, Л. Г. Раменским (эпифация) и иногда другими географами.

ляется биогеоценоз, совсем иные, чем те, при помощи которых выделяется фация. Он пишет, что «для ландшафтоведа фация — это прежде всего наиболее однородный участок земной коры». Он должен обладать плоской поверхностью, быть сложенным одной и той же горной породой, иметь одинаковые условия увлажнения, его грунтовые воды (или верховодка) должны находиться на одной и той же глубине, на всем пространстве фации наблюдается один микроклимат. Таким образом, основной признак фации — однородность свойств литогенной основы, биогеоценозы же, как неоднократно указывал В. Н. Сукачев, выделяются по фитоценозам: границы биогеоценоза определяются границами фитоценоза. Как указывает Н. А. Солнцев, в районах, где хозяйственная деятельность человека не изменила природных условий, каждой фации соответствует один биогеоценоз. Там же, где географическая среда систематически изменяется человеком, на каждой более или менее значительной по площади фации будут находиться несколько различных фитоценозов (например, коренной еловый лес, производный березняк, материковый луг, возникший на месте вырубленного леса) и, следовательно, несколько биогеоценозов. «Биогеоценозы в обжитых районах отличаются в большинстве случаев большой неустойчивостью, изменчивостью как по структуре, так и по занимаемому ими пространству» (Н. А. Солнцев). Таким образом, на значительной части земного шара, подверженной воздействию человека, фация и биогеоценоз не являются синонимами.

После появления представления о биогеоценозе стали высказывать мнение, что это понятие может быть заменено понятием «биоценоз». Так, К. В. Арнольди и Л. В. Арнольди (1962, 1963) считают, что «...хотя биотоп (или условия неживой среды) может условно анализироваться отдельно от растений и животных биоценоза, но по самому существу он немыслим без биоценоза, как биоценоз немыслим без биотопа»; на этом основании они предлагают отказаться от термина «биогеоценоз», а биоценозом называть совокупность организмов с их средой на однородном участке земной поверхности. Вряд ли это целесообразно. Как уже было показано, фитоценоз, зооценоз и биоценоз не представляют замкнутых систем; тем не менее их необходимо выделять, так как в каждом из этих единств существуют свои связи, свои процессы, свои взаимозависимости с внешними по отношению к ним компонентами природной среды. Это же соображение может быть отнесено и к необходимости выделения биогеоценоза.

Обычно сходные или одинаковые фитоценозы разбросаны на большем или меньшем удалении друг от друга. То же касается биоценозов, биогеоценозов и фаций. В то же время при незначительной площади фаций и тем более биогеоценозов практикам приходится иметь дело с более крупными категориями. В то же время с теоретической точки зрения представляет большой интерес установление закономерностей, управляющих объединением элементарных единиц ландшафтоведения во все более или более крупные единства, так называемые природно-территориальные комплексы.

ОСНОВНЫЕ КАТЕГОРИИ ЛАНДШАФТОВЕДЕНИЯ

Среди географов нет единства в понимании объема и характера основных категорий ландшафтоведения [1]. Из многочисленных точек зрения мы изложим концепцию, развиваемую Н. А. Солнцевым в Москве, А. Г. Исаченко в Ленинграде и К. И. Геренчуком во Львове, как получившую в последнее время наибольшее признание и практическое применение для нужд сельского хозяйства, медицины, районной планировки и т. д.

По определению С. В. Калесника (1940), ландшафт представляет собой «диалектически целостное сочетание рельефа, геологического строения, климата, почвы, вод, органического мира и деятельности человека, типически повторяющееся на значительном пространстве географической оболочки Земли». И действительно, ландшафт не представляет простой совокупности существующих вместе, но не связанных друг с другом отдельных компонентов (геологическая основа, рельеф, климат, воды, почва, растительность, животный мир). Все компоненты ландшафта тесно связаны друг с другом, оказывают друг на друга воздействие и при изменении одного из компонентов ландшафта изменяются и другие его компоненты. Единство ландшафта обеспечивается общей литогенной (геологической) основой, единым происхождением и единой геологической историей. Это единство диалектическое, противоречивое, поскольку ландшафт представляет арену борьбы космических, внешних по отношению к Земле, и теллурических, внутренних по отношению к Земле, сил.

Площади, занимаемые ландшафтами, колеблются от сотен до тысяч квадратных километров.

Г. Н. Анненская, А. А. Видина и др. (1963) различают следующие морфологические части ландшафта: фация, подурочище, урочище, местность. Подурочища обычно приурочены к одному из элементов какой-либо формы мезорельефа и представляют часть урочища, занимающего всю данную форму мезорельефа.

Подурочище можно определить как природно-территориальный комплекс, состоящий из групп фаций, тесно связанных генетически и динамически вследствие их общего положения на одном из элементов формы мезорельефа одной экспозиции. Так, подурочищами являются системы фаций, расположенных на вершине холма, на днище балки, на поверхности поймы одного уровня, на склоне оврага, на выровненном междуречье и т. д. Пример подурочища — «поверхность выровненной суглинистой поймы одного уровня с пойменными дерновыми зернистыми почвами под разнотравно-овсяницевыми и разнотравно-лисохвостовыми лугами».

Одно из основных морфологических подразделений ландшафта — урочище.

По Г Н. Анненковой, А. А. Видиной и др., «урочищами называются природные территориальные комплексы, представляющие

---

[1] Интересующихся мы отсылаем к соответствующим сводкам (Исаченко, 1953; Мильков, 1959).

закономерно построенную систему генетически, динамически и территориально связанных фаций или их групп (подурочищ); обычно урочища формируются на основе какой-либо одной мезоформы рельефа и являются важной составной частью ландшафта».

Урочища занимают балки, овраги, речные террасы, поймы, плоские междуречья и т. д. В тех случаях, когда такая форма мезорельефа развивается целиком на однородной геологической основе, одно урочище может целиком соответствовать этой форме; если же в пределах одной формы мезорельефа одни геологические отложения сменяются другими, урочища занимают лишь части соответствующих форм, характеризующиеся однородностью геологических условий. Так, верховье балки, сухое, в покровных суглинках, подстилаемых флювиогляциальными песками, представляет одно урочище; ее средняя часть, сырая, с оползнями, где вскрываются юрские глины, — второе; низовье — сухое, вскрывающее каменноугольные известняки со структурно-ступенчатыми склонами, — третье.

Приведем еще некоторые примеры урочищ: суффозионная западина на междуречной равнине с дерново-подзолистыми почвами под влажнотравно-полевицево-щучковым травостоем, иногда с примесью осок; береговой растущий овраг в покровных суглинках и морене, почвенно-растительный покров не развит; волнисто-гривистая пойма высокого уровня, сложенная песчаным и песчано-суглинистым слоистым аллювием с пойменными дерновыми и дерново-глееватыми почвами легкого механического состава под разнотравно-мелкозлаковым лугом, ивняками, осокорниками, с примесью вяза и дуба.

Обычно при исследованиях на местности прежде всего выделяют урочища и, для того чтобы наметить контуры ландшафта, приходится прежде изучить характерное для этого ландшафта сочетание урочищ.

Урочища различаются по сложности строения. Обычно выделяют простые и сложные урочища. По Н. А. Солнцеву, простыми урочищами называют те, в которых каждый элемент мезорельефа занят одной фацией, а сложными — те, в которых имеются подурочища.

Урочища разных типов играют неодинаковую роль в ландшафте. Одни из них занимают значительные площади, другие — ограниченные. На основе этого выделяют различные категории урочищ.

Урочища, наиболее распространенные в ландшафте и представляющие основу его структуры, называются основными. Урочища, редко встречающиеся на территории ландшафта и занимающие небольшие площади, называются второстепенными. Среди основных урочищ различают: фоновые, занимающие значительные площади в ландшафте и образующие фон, в который вкраплены остальные урочища, и урочища-субдоминанты, хотя и не образующие фона, однако встречающиеся в ландшафте часто.

Урочища, которые в одном ландшафте относятся к числу основных, в другом могут быть второстепенными. Так, березовые кол-

ки, которые в более северных районах западносибирской лесостепи распространены в значительном числе и, несомненно, относятся к числу субдоминантов, в более южных районах переходят в разряд второстепенных урочищ.

Промежуточной между урочищем и ландшафтом категорией является местность. Географической местностью называется наиболее крупная морфологическая часть ландшафта, характеризующаяся особым вариантом сочетаний основных урочищ, свойственных данному ландшафту.

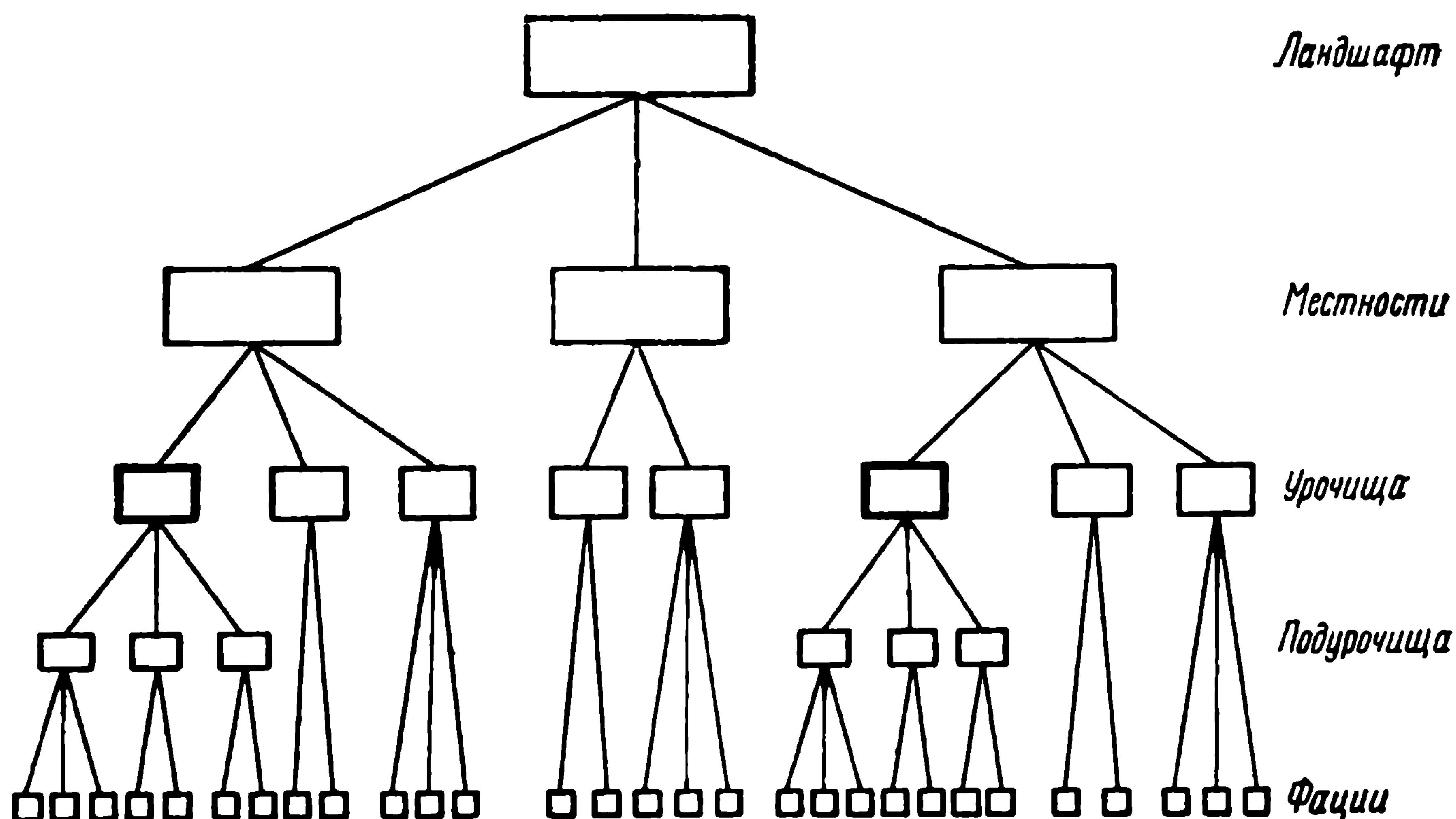


Рис. 2. Схема структуры ландшафта

Примерами местностей в ландшафте речной поймы могут служить (по Г Н. Анненской, А. А. Видиной и др.) участки с параллельно-гривистой поймой; участки с мелковолнистой сегментной поймой; участки с выровненной поймой. В ландшафте моренных областей последнего оледенения можно различать местности с небольшими моренными холмами, разделенными неглубокими сырыми понижениями, и местности с крупными моренными холмами и обширными заболоченными низинами.

Таким образом, ландшафт состоит из следующих структурных единиц: фация, подурочище, урочище, местность (рис. 2).

Фации могут объединяться в подурочища и в этом случае входят в состав сложных урочищ (обозначены жирными линиями), могут непосредственно входить в состав простых урочищ (обозначены тонкими линиями); урочища образуют местности, а местности — ландшафты. Отметим, что могут быть ландшафты и непосредственно образованные урочищами, в которых местности, следовательно, не выделяются.

На рис. 3 показан фрагмент ландшафтной картосхемы, на котором можно видеть части четырех ландшафтов: *I*. Ополье — водноледниковая слабоволнистая овражно-балочная равнина, сложен-

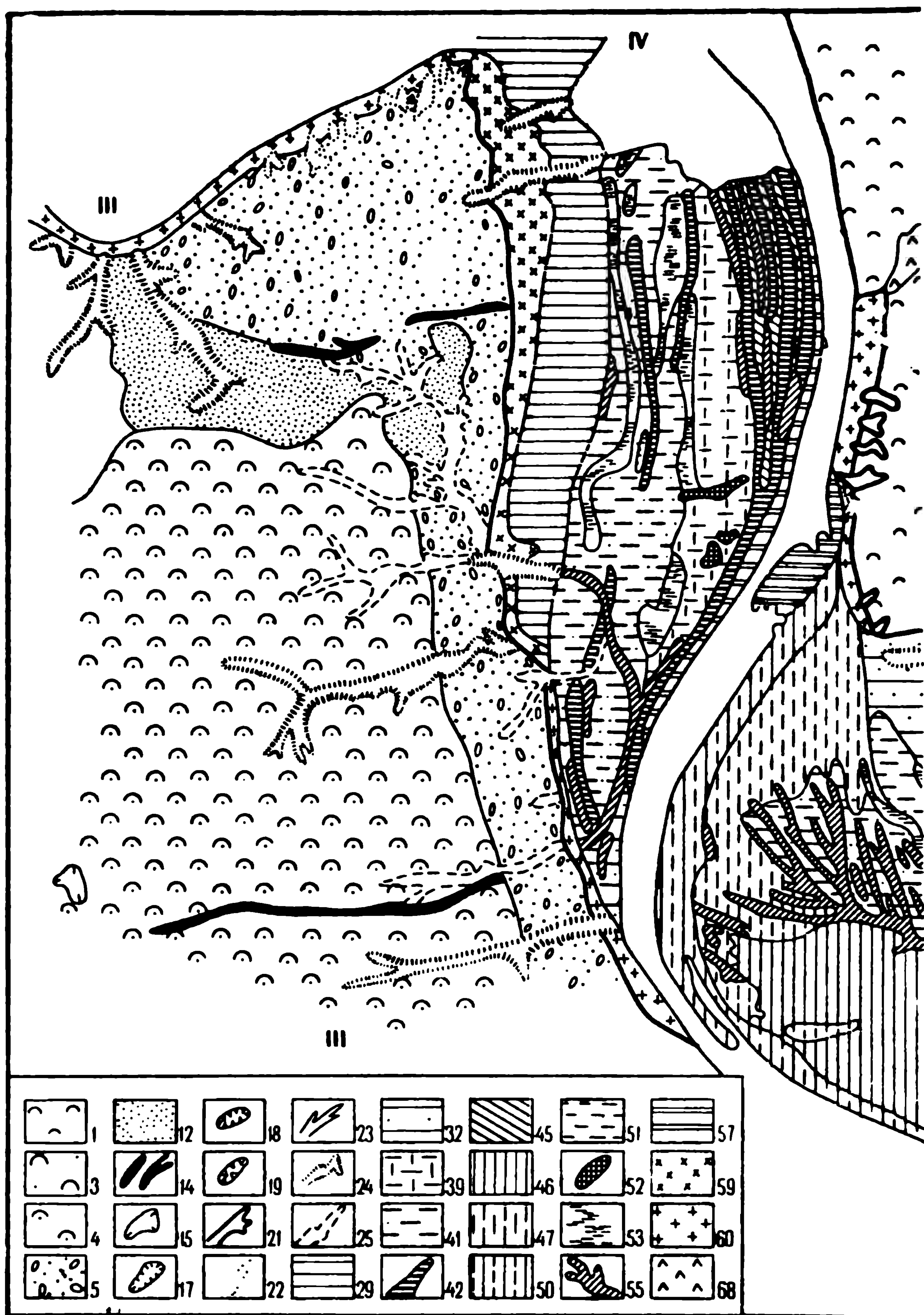
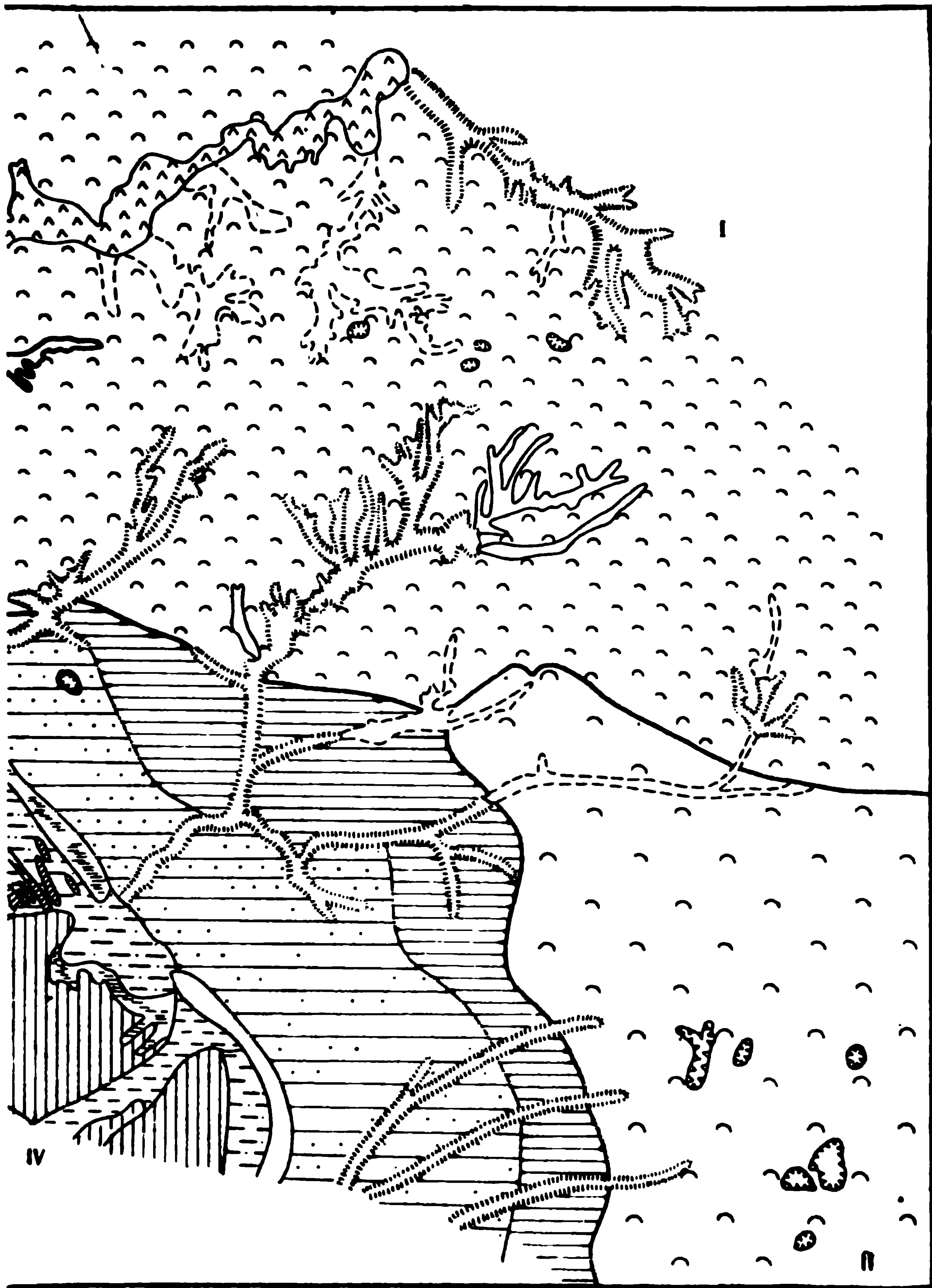


Рис. 3. Фрагмент ландшафтной карты (по Альбовой). В легенде фрагмента



сохранена та же нумерация выделов, что и на карте

ная суглинками лёссовидного типа, с серыми лесными почвами; распахана (в прошлом под дубравами). *II*. Предополье — водноледниковая слабоволнистая лощинно-балочная равнина, сложенная суглинками, супесями и песками, с дерново-подзолистыми и серыми лесными, различно оглеенными почвами под хвойно-широколиственными лесами из дуба, ели и сосны или сложными борами, преимущественно замещенными мелколиственными лесами, лугами, с кустарником, пашней. *III*. Новлянско-Ташенская равнина — водноледниковая моренная равнина на приподнятом палеозойском известняковом фундаменте, закарстованная, с овражно-лощинно-балочным расчленением, с дерново-подзолистыми почвами, преимущественно распахана (в прошлом под сложными борами и дубравами). *IV*. Суженная долина с бугристыми и выровненными цокольными террасами, с гривистой волнистой поймой; под борами и сложными дубравами на дерново-подзолистых и светлосерых лесных почвах — на террасах, под дубравами, мелколесьем и луговой растительностью — на поймах.

На картосхеме хорошо видно, что некоторые урочища, например урочища овражно-балочной сети, входят в состав различных ландшафтов (см., например, урочища *24* и *25*), а различные части одной и той же балки (верхняя и нижняя) могут относиться к урочищам различных типов. Площади, занятые урочищами различных типов, заметно различаются.

В первых трех ландшафтах хорошо выражены фоновые урочища: в Ополье — *1*, в Предополье — *3*, на Новлянско-Ташенской равнине — *4*. В противоположность этим ландшафтам суженная долина не имеет фонового урочища, но здесь есть урочища субдоминанты (*29*, *41*) и второстепенные (*42*, *52*, *53* и др.), однако общая пестрота и сложность строения значительно выше, чем в ландшафтах, занимающих междуречья. Более детальный анализ карты позволит выявить и ряд других закономерностей, весьма существенных для распределения растительного покрова и определяющих его пестроту.

Ландшафты объединяются в более крупные географические единства: ландшафтные районы, провинции, подзоны, зоны, страны (мы опускаем некоторые из категорий, принимаемых географами). Соответственно подразделениям ландшафтной оболочки Земли фитоценозы образуют пестрый рисунок растительного ковра, который можно расчленить на единицы различного ранга, о которых будет сказано далее. Отметим, что фитоценоз обычно представляет собой не настолько значительную по площади единицу, чтобы при освоении какой-либо территории с ней удобно было бы иметь дело. При выпасе, сенокошении, мелиорации и других хозяйственных мероприятиях чаще приходится учитывать особенности не отдельных фитоценозов, а территориально-сопряженных групп фитоценозов — их сочетаний, соответствующих урочищам, а иногда и более крупным подразделениям географической оболочки Земли — местностям, ландшафтам, ландшафтным районам. Поэтому задача геоботаники — исследование не только особенностей отдельных фитоценозов, но и свойств их сочетаний.

ГЛАВА 2

ФЛОРИСТИЧЕСКИЙ СОСТАВ ФИТОЦЕНОЗА. ПОПУЛЯЦИИ ВИДОВ. ЖИЗНЕННЫЕ ФОРМЫ

Строение фитоценоза определяется: его флористическим составом; составом популяций различных видов; ролью различных видов в фитоценозе, определяемой экологическими особенностями вида, его обилием, продуктивностью; горизонтальным и вертикальным размещением растений в фитоценозе; особенностями ритма их развития в течение сезона и по годам.

ФЛОРИСТИЧЕСКИЙ СОСТАВ ФИТОЦЕНОЗА

Выявление флористического состава, т. е. списка видов, образующих фитоценоз, — основа фитоценологического исследования. При специальных исследованиях принимают во внимание и растения микроскопических и субмикроскопических размеров: бактерии, водоросли, большую часть грибов. Обычно в списки включают цветковые растения, высшие споровые (папоротникообразные, хвощевые, плауновые, мохообразные) и лишайники, иногда грибы с заметными невооруженным глазом плодовыми телами, некоторые водоросли (напочвенные водоросли с крупными слоевищами, например виды *Stratonostoc* в пустынях и полупустынях, харовые водоросли и нитчатки во внутренних водоемах, макроскопические бурые, красные и зеленые водоросли в морях).

В списки включают не только растения, цветущие в момент описания, но и находящиеся в вегетативном состоянии или в состоянии проростков. Знание флоры необходимо для фитоценолога. Действительно, описывать фитоценоз чрезвычайно затруднительно, если исследователь не знает значительной части названий видов, входящих в его состав, или если он не может отличить одно растение от другого по вегетативным признакам.

В список вносят названия лишь тех растений, в видовой принадлежности которых нет никаких сомнений. Остальные включают в список под порядковыми номерами (или под условными названиями) и под теми же номерами (или названиями) собирают в гербарий для последующего определения.

Для определения служат местные, региональные «Флоры» и «Определители», имеющиеся для ряда районов СССР, а также сводка «Флора СССР» в 30 томах, изданная Ботаническим институтом Академии наук СССР. Есть также определители растений по вегетативным частям, альбомы и определители проростков. Растения, определение которых затруднительно (мхи, лишайники и проч.), передают для точного определения специалистам. Для того чтобы возможно полнее охарактеризовать флористический состав фитоценоза, сначала переписывают все растения, стоя в одной точке границы описываемого участка. После того как будут отмечены все растения, включая и самые малозаметные, видимые из точки наблюдения, медленно передвигаются вдоль границы, записывая новые растения, еще не попавшие в список. Обойдя весь участок, делают его пересечение по диагонали, продолжая вписывать растения. Такой способ записи обеспечивает полноту списка и сохраняет описываемый участок от вытаптывания исследователем.

При однократном учете видового состава обычно нельзя получить полного списка видов, характеризующих фитоценоз. Некоторые виды имеют кратковременный период вегетации, покоясь остальную часть года в виде семян или подземных органов; другие виды поздно начинают свое развитие и не попадают в списки, составленные при весеннем описании фитоценоза. Для тех сообществ, где в большей или меньшей степени выражен летний перерыв вегетации — в пустынях, полупустынях, степях, саваннах, эта неполнота однократных описаний особенно очевидна. Довольно много кратковременно вегетирующих растений в широколиственных лесах умеренного пояса, есть они и в лесах лаврового типа и во многих других сообществах. Поэтому для получения более полных сведений о флористическом составе сообщества необходимо составлять списки растений два (весной и летом) или три (весной, летом и осенью) раза в год.

Количество видов, входящих в состав фитоценоза, называют видовым флористическим богатством.

Количество видов в данном фитоценозе на единице площади — обычно на 1 *м*^{2} или на 100 *м*^{2} — называют видовой насыщенностью. Сравнивать видовую насыщенность разных фитоценозов можно только на площадях одинакового размера.

Фитоценозы, относящиеся к различным ассоциациям, весьма резко различаются по видовому богатству и видовой насыщенности. Так, в условиях сильного засоления или значительной сухости почв могут быть развиты фитоценозы, включающие лишь один вид высшего растения — так называемые чистые заросли. Таковы, например, чистые заросли сарсазана (*Halocnemum strobilaceum*) на покрытых солью поверхностях соров, чистые заросли мангрови (*Rhizophora mangle*) в приливо-отливной полосе океанов и морей и т. д. Однако если принять во внимание низшие растения — грибы, в том числе паразитические, водоросли и др., то окажется, что видовое богатство фитоценозов не ограничено одним видом. Здесь можно насчитать по меньшей мере несколько видов растений.

В противоположность этим фитоценозам влажные тропические экваториальные леса насчитывают весьма значительное число ідов. Их видовое богатство, если учитывать только высшие растеія, определяется несколькими сотнями видов, из которых подав·ıющая часть приходится на долю деревьев. Остальные фитоцено-ı земного шара занимают промежуточное положение по видовоу богатству между чистыми зарослями, развивающимися в крайіх условиях существования, и влажными экваториальными лесаи, занимающими территории с оптимальными для развития рас-·ний условиями существования.

Параллельно изменению видового богатства меняется и видоія насыщенность фитоценозов. Возрастая от арктических пустынь тундр к широколиственным лесам и северным степям, видовая ісыщенность затем вновь падает, достигая минимума в пустынях снова возрастая в саваннах, лесах лаврового типа и влажных ·опических лесах. При определении видовой насыщенности на ма-ıх площадях, например 1 $м^2$, большое значение приобретает раз-·р особей, образующих фитоценоз. Так, видовая насыщенность 1 $м^2$ очень велика в северных степях, образованных по преимуэству травянистыми растениями (здесь она достигает многих сятков — максимум 80 — видов), но не столь велика во влажных ваториальных лесах, где наиболее разнообразен видовой состав ревьев, а травостой содержит очень малое число видов, и поэто-' на пробной площадке оказывается лишь несколько видов выс-ıх растений. При увеличении размеров площади, на которой под·итывают видовую насыщенность, последняя возрастает. Это ъясняется тем, что в каждом фитоценозе есть более обильные и ·нее обильные и редкие виды. Если виды обильные учитываются ıа небольших площадях, то для составления полного списка редх видов размеры площади описаний должны быть увеличены. ли по оси абсцисс отложить размеры площади, для которой соавляется список видов, а по оси ординат — число видов, то мож-построить кривые изменения числа видов по мере увеличения змеров исследуемых площадей. Эти кривые однотипны и по форблизки к логарифмическим (рис. 4). Кривая, начинаясь в ниж-й части оси ординат, сначала резко повышается, затем резко или степенно изгибается, приближаясь к горизонтальному направлеію.

Характер кривых определяется флористическим богатством фиценоза и характером распределения видов по занятой им площа-Кривые, построенные для флористически бедных сообществ и сообществ, в которых виды распределены по площади равнорно, круто поднимаются вверх и затем резко поворачивают впра-принимая горизонтальное направление. Кривые, построенные я фитоценозов, характеризующихся высоким флористическим ·атством или неравномерным распределением видов по площади, степенно повышаются и потому приближаются к горизонтальнонаправлению на значительном удалении от оси ординат (Кор-·ин, 1961, 1).

Наименьшая площадь сообщества, на которой встречаются все или почти все виды, входящие в состав сообщества (не менее 90%), называется площадью выявления флористического богатства. Площадь выявления флористического богатства можно определить также как наименьшую площадь, на которой видовая насыщенность становится равной флористическому богатству фитоценоза.

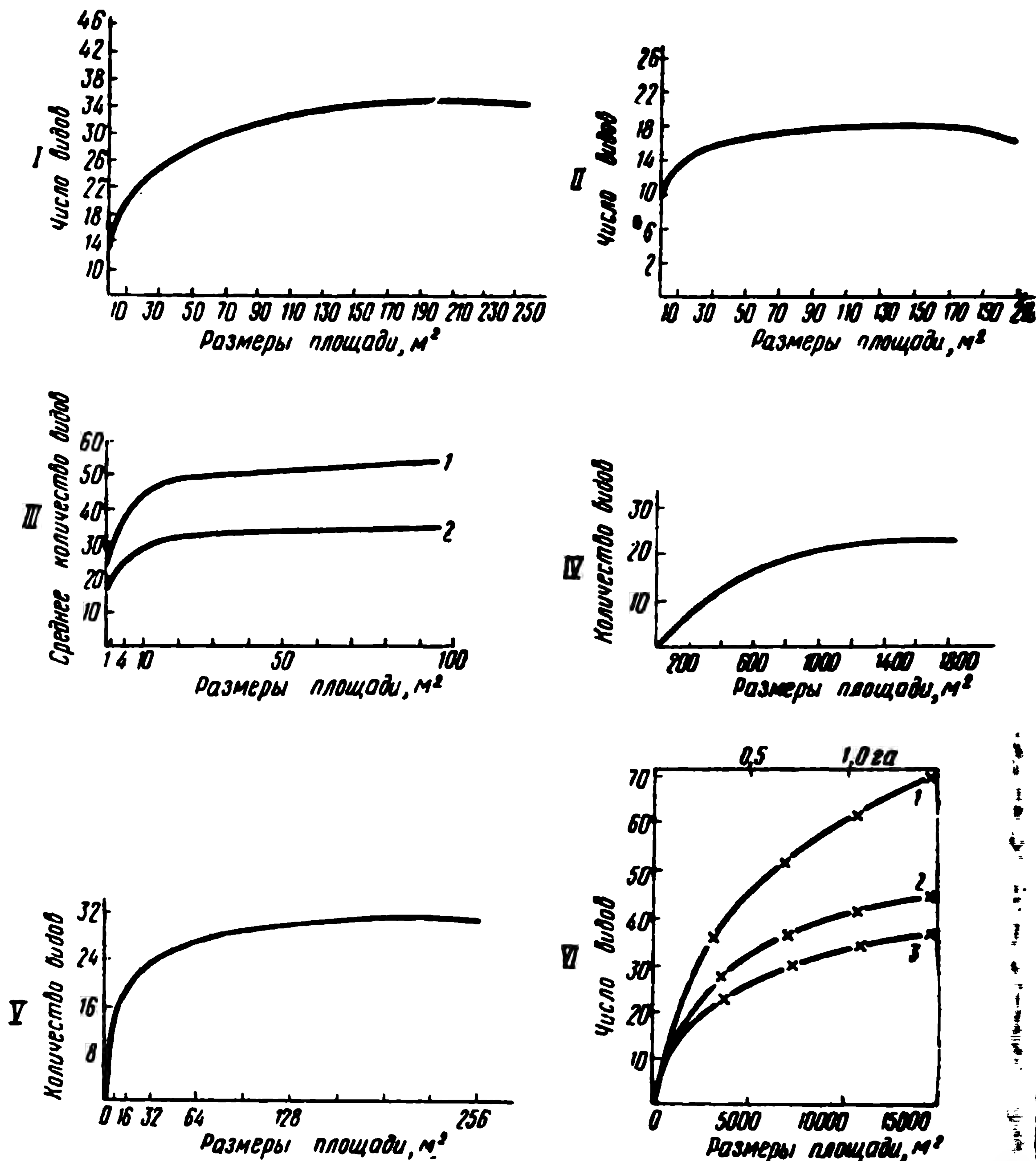


Рис. 4. Соотношение размеров площади и количества произрастающих на ней видов (по Корчагину, 1964). *I* — осредненные данные для черничного типа леса (Myrtillustyp) (Ilvessalo, 1922); *II* — осредненные данные для верескового типа леса (Callunatyp) (Ilvessalo, 1922); *III* — в ассоциациях: *1* — овсяницы Галлера (*Festucetum halleri*) и *2* — осоки изогнутой (*Curvuletum typicum*) (Braun-Blanquet u. Jenny, 1926); *IV* — число видов деревьев с диаметром ствола 10 *см* и более в лесу из араукарий (*Araucaria*) в Аргентине, близ Монрао, Парана (Cain a. Castro, 1959); *V* — то же, в саванне в Бразилии (Cain a. Castro, 1959); *VI* — то же, во влажном тропическом лесу Нигерии (Richards, 1957): *1* и *2* — смешанный лес, *3* — лесное пресноводное болото

Для определения площади выявления флористического богат-гва фитоценоза в нем закладывают серию все возрастающих по азмерам прямоугольников или квадратов, перечисляя на каждом з них все встречающиеся виды. Та наименьшая площадь, на ко-орой будут отмечены все или почти все виды сообщества (соот-

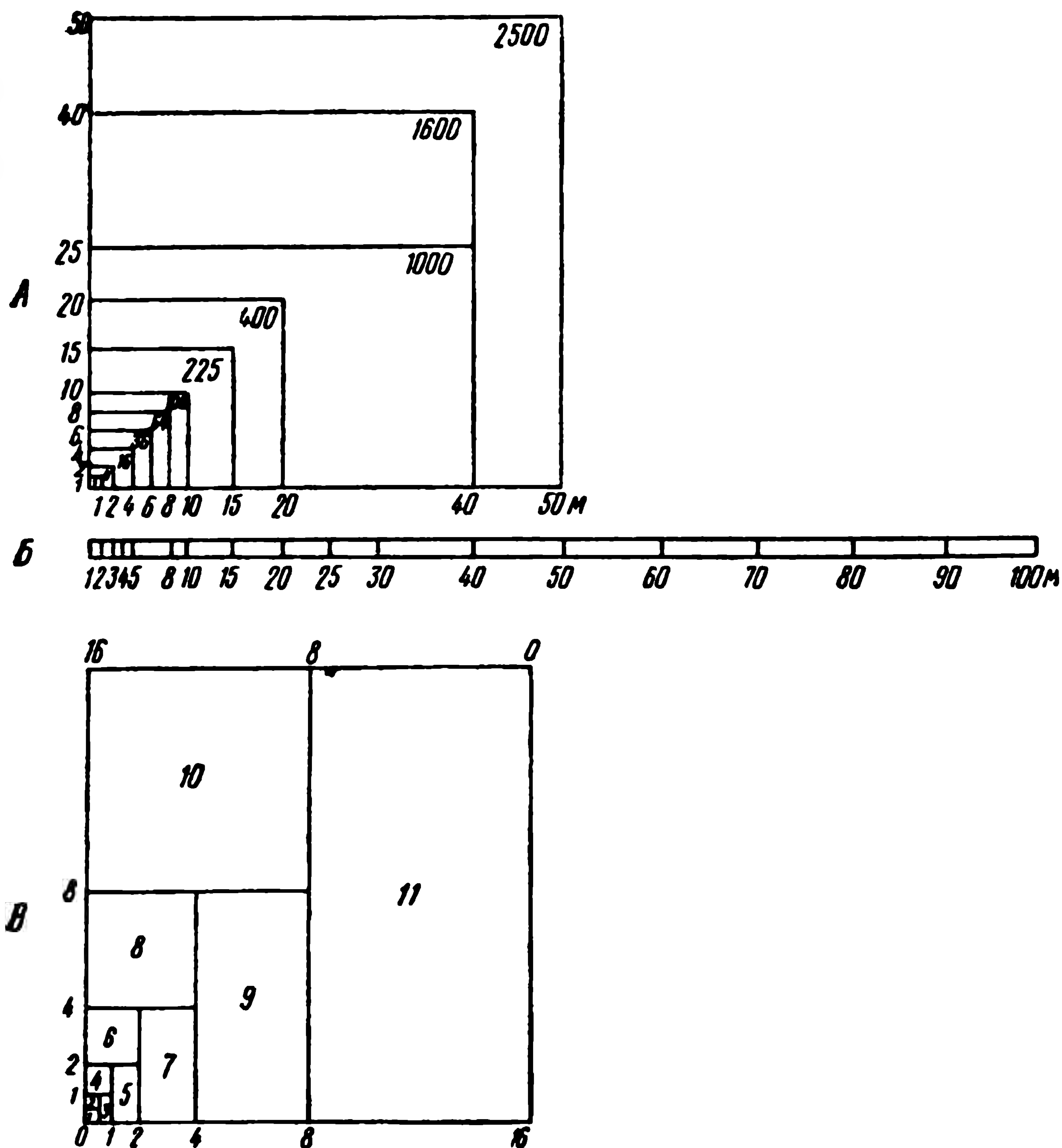


Рис. 5. Характер расположения серий все увеличивающихся пробных площадей для определения площади выявления флористического богатства (по Корчагину, 1964). *А* — квадратные пробные площади и *Б* — ленточные пробные площади (Ilvessalo, 1922); *В* — геометрическая система расположения пробных площадей (Cain a. Castro, 1959); цифры внутри квадратов обозначают: *А* — площади и *В* — порядковые номера закладываемых площадей

ветствующая точке перехода кривых, изображенных на рис. 4, к горизонтальному или почти горизонтальному направлению), и будет площадью выявления флористического богатства (рис. 5).

При сравнении ленточных и квадратных площадей оказалось, что при одном и том же размере площадей на ленточных площадях число видов больше, поэтому площадь выявления, имеющая ленточную форму, меньше квадратной площади выявления. Так, в лесу-черничнике 100% видов встречается на пробных площадях ленточной формы в 55 $м^2$ и квадратной формы — 90 $м^2$.

Площадь выявления флористического богатства колеблется от нескольких квадратных метров в бедных видами фитоценозах, например в фитоценозах солончаков, литоральной полосы водоемов, до 15 000 $м^2$ и более во влажных тропических лесах.

Видовое богатство и видовая насыщенность зависят от многих факторов, в первую очередь от условий существования, в которых развивается фитоценоз: в наиболее благоприятных условиях видовое богатство и видовая насыщенность будут максимальными, а в неблагоприятных, крайних условиях существования они низки. Сказывается и воздействие человека, и степень изменения среды самим сообществом (максимальная в лесах и минимальная в пустынях).

Есть и второе обстоятельство, определяющее видовую насыщенность и видовое богатство: продолжительность периода существования данного фитоценоза, т. е. продолжительность времени, в течение которого растения, входящие в состав фитоценоза, сживались друг с другом. Чем «старше» фитоценоз, тем при прочих равных условиях большее число видов входит в его состав, а чем «моложе» — тем меньше. А возраст фитоценоза в свою очередь зависит от возраста той территории (или акватории), где он расположен.

Видовое богатство ассоциации складывается из видового богатства фитоценозов, входящих в ее состав. Поэтому чем больше делается описаний фитоценозов, входящих в состав данной ассоциации, тем полнее будет выявлен ее флористический состав.

Видовая насыщенность какой-либо ассоциации представляет среднее из видовой насыщенности входящих в ее состав фитоценозов.

Виды, входящие в состав фитоценоза, могут быть объединены в группы по различным признакам: по своим морфо-экологическим особенностям (об этом будет сказано далее), по хозяйственным признакам, по систематическому составу, по географическому распространению, по происхождению и т. д. По хозяйственным признакам в травянистых фитоценозах чаще всего выделяют четыре группы: злаки, бобовые, осоки и разнотравье. Представители этих групп отличаются различными кормовыми достоинствами. Для сообществ, в которых наряду с травянистыми растениями есть и деревянистые, к этим группам следует добавить кустарнички и полукустарнички, кустарники и полукустарники, деревья. Для пустынь, полупустынь и степей Прикаспия И. А. Цаценкин (1957) предложил более дробную классификацию хозяйственных групп растений, которых он выделяет десять: злаки, полыни, сухие солянки, сочные солянки, осоки, бобовые, весенние эфемеры, прочие травы и полукустарники, кустарники, ядовитые растения. Распределение

флористического списка на хозяйственные группы очень важно при решении вопроса о хозяйственном использовании фитоценоза.

Нередко приходится учитывать и систематический состав растений, входящих в фитоценоз. Для этого виды растений объединяют в более крупные систематические категории: в роды, семейства, порядки, классы. По систематическому составу отличаются друг от друга как фитоценозы различных географических регионов (например, хвойные леса Северной Америки и Европы, пустыни Азии и Австралии и т. д.), так и фитоценозы одного и того же региона, но развитые в различных экологических условиях (например, болота, луга и леса средней части Западной Сибири).

Виды, входящие в состав фитоценоза и имеющие сходные ареалы, объединяют в группы, отражающие географические элементы флоры. В фитоценозе, например, могут быть представлены элемент флоры европейских степей (понтический), европейских широколиственных лесов (неморальный), темнохвойных лесов (бореальный) и т. д.

При расчленении списка видов, входящих в состав фитоценоза, на группы можно принимать во внимание не только ареалы видов, но и те исходные растительные сообщества, для которых эти виды характерны, т. е. принимать во внимание происхождение видов. Такие группы видов, представляющие более или менее сохранившиеся и приспособившиеся к новым условиям существования остатки исходных фитоценозов, Г. М. Зозулин (1959) предложил называть историческими свитами растительности. Для лесостепи европейской части СССР Г. М. Зозулин выделяет, например, 12 исторических свит растительности: неморальную, таежную, боровую, березняковую, субксерофильно-дубравную, ольшанниковую, бореально-ивняковую, перигляциально-травянистую, луговую, ковыльную и высокотравно-болотную. Если сравнить несколько фитоценозов по той роли, какую играют в них представители различных свит растительности, станет очевидным различие между ними даже в пределах одного и того же района. Так, среди доминантных (господствующих) видов сложных широколиственных лесов 86,7% приходится на долю неморальной свиты и 13,3% — на долю березняковой свиты; среди доминантных видов луговых степей 5,4% составляют представители боровой свиты, 10,5% — перигляциально-травянистой, 47,3% — луговой и 36,8% — ковыльной свиты.

Аналогичный анализ был проведен Г. М. Зозулиным (1968) для лесов Нижнего Дона и Л. А. Евдокимовым (1968) для некоторых лесных ассоциаций лесного Заволжья Куйбышевской области.

Анализ фитоценозов с точки зрения участия в них различных географических элементов флоры и исторических свит растительности позволяет лучше узнать историю формирования фитоценозов. Так, характерное для широколиственных лесов растение — ветреница дубравная (*Anemone nemorosa*) — встречается в Московской области под пологом еловых лесов. Этот факт, как было доказано В. В. Алехиным, свидетельствует о том, что на месте ело-

вых лесов с ветреницей ранее были распространены широколиственные леса, от которых и осталось это растение.

К сожалению, примеров анализа ценоэлементов флоры, входящих в состав различных растительных сообществ определенного района, подобных приведенным выше, крайне мало.

ЭКОЛОГО-ГЕОГРАФИЧЕСКОЕ РАСЧЛЕНЕНИЕ ВИДА

При геоботанических исследованиях приходится иметь дело с группами особей одних и тех же видов, развивающихся в различной географической и экологической обстановке, в различных климатических и почвенных условиях, в разных фитоценозах. В то же время особи вида неодинаковы по своим наследственным, генетическим особенностям, по внешнему облику, строению и экологическим особенностям. В связи с этим геоботаник должен иметь четкое представление об эколого-географическом расчленении вида.

Основная структурная часть вида — популяция. В. Иогансен (Jogannsen, 1903) предложил называть популяцией естественную смесь особей одного вида, неоднородную в генетическом отношении. Однако впоследствии термин «популяция» приобрел экологическое значение и под популяцией стали понимать часть населения вида, занимающую определенную территорию. Объем этого понятия в достаточной степени не определен, поскольку природно-территориальный комплекс, к которому приурочена популяция, может иметь различный ранг: сюда входят и ландшафтный район, и ландшафт, и урочище, и фация. Любая популяция характеризуется известной обособленностью от других популяций (территориальной, экологической), взаимоотношениями особей, ее образующих, друг с другом и со средой. Таким образом, каждая популяция имеет свой ареал. Для геоботаника особо важную роль играет наименьшая совокупность особей вида, к которой может быть отнесено представление о популяции. Такой наименьшей совокупностью является часть населения вида, свойственная определенному фитоценозу (Работнов, 1960). А. А. Корчагин (1964, 2) предложил называть ее ценопопуляцией, оставляя за термином «популяция» его не определенное по объему значение.

Совокупность однородных, близкородственных по происхождению ценопопуляций одного и того же вида, приспособленных к определенным условиям местообитания, называют экотипом, или экологической расой. Понятие об экотипе было введено Г Турессоном (Turesson, 1922). Можно сказать, что экотип — это тип однородных ценопопуляций одного вида. Иными словами, соотношение между экотипом и ценопопуляцией такое же, как между ассоциацией и фитоценозом.

Экотип — наиболее крупное экологическое подразделение вида, а вид — совокупность экотипов, различающихся морфологическими, анатомическими и экологическими особенностями.

Основные признаки экотипов закреплены наследственно.

Экотипы могут быть подразделены на климатические, эдафические и биотические (сборная группа). Климатические, или географические, экотипы, иначе называемые климаэкотипами, или климатическими расами, — группы родственных естественных ценопопуляций, занимающие каждая особую часть ареала вида, преимущественно сформировавшиеся под влиянием особенностей климата и различающиеся между собой морфологическими, анатомическими и экологическими особенностями. По-видимому, все виды, имеющие сколько-нибудь обширные ареалы, представляют собой собрание климатических экотипов.

Эдафические экотипы (эдафоэкотипы) — группы родственных естественных ценопопуляций, формирующиеся под преимущественным влиянием почвенно-грунтовых условий и особенностей микроклимата. Один климатический экотип может распадаться на несколько эдафических экотипов.

Среди биотических экотипов различают ценотические, сенокосные, пастбищные и др. Ценотические (фитоценотические) экотипы, или фитоценотипы, — группы родственных ценопопуляций, сложившиеся под влиянием фитоценотических условий, т. е. развивающиеся в пределах сходных фитоценозов. Одна эдафическая популяция может состоять из нескольких ценотических. Сенокосные экотипы отбираются под влиянием систематического сенокошения. Они включают или популяции, отличающиеся от популяций невыкашиваемых участков, или сезонные расы, развивающиеся либо до сенокошения, либо после и, следовательно, разобщенные во времени.

Пастбищные экотипы отбираются под влиянием продолжительной пастьбы скота, иногда — под воздействием стад диких животных. Они включают популяции, отличающиеся от популяций участков, не подвергающихся выпасу.

Ценопопуляции состоят из неодинаковых в морфолого-анатомическом и экологическом отношении особей.

Низшей элементарной внутривидовой единицей является биотип. В. Иогансен (Johannsen, 1903) определял биотип как совокупность всех генетически однородных особей вида. Иногда биотипы хорошо отличаются друг от друга. Так, В. Н. Сукачев (1927, 1935) различал биотипы одуванчика (*Taraxacum officinale*) по окраске плодов, форме роста, опушению и т. д., а биотипы типчака (*Festuca sulcata*) — по строению и окраске метелки, форме дерновины и проч. В других случаях биотипы различаются по внешним признакам плохо, а иногда вообще неразличимы по морфолого-анатомическим особенностям, а отличаются друг от друга лишь по физиологическим особенностям.

Одни биотипы представлены многочисленными особями, другие малочисленны, наконец, имеются биотипы, представленные одной особью каждый. По генетическим особенностям биотипы могут быть гомозиготными и гетерозиготными.

Как правило, виды сложены значительным числом биотипов, лишь изредка в составе особей вида выделяются немногие биотипы.

Принадлежность тех или иных растений к тому или иному биотипу может быть установлена лишь экспериментальным путем.

Биотипы объединяются в группы. Группы особей вида, одинаково реагирующих на условия среды, т. е. имеющих одинаковые признаки независимо от их генетических особенностей, К. Раункиер (Raunkiaer, 1918) предложил называть изореагентами. Это понятие весьма существенно, так как отбор в фитоценозе идет не по биотипам, а по изореагентам, поскольку их реакция на особенности среды одинакова у особей, относящихся к одному и тому же изореагенту.

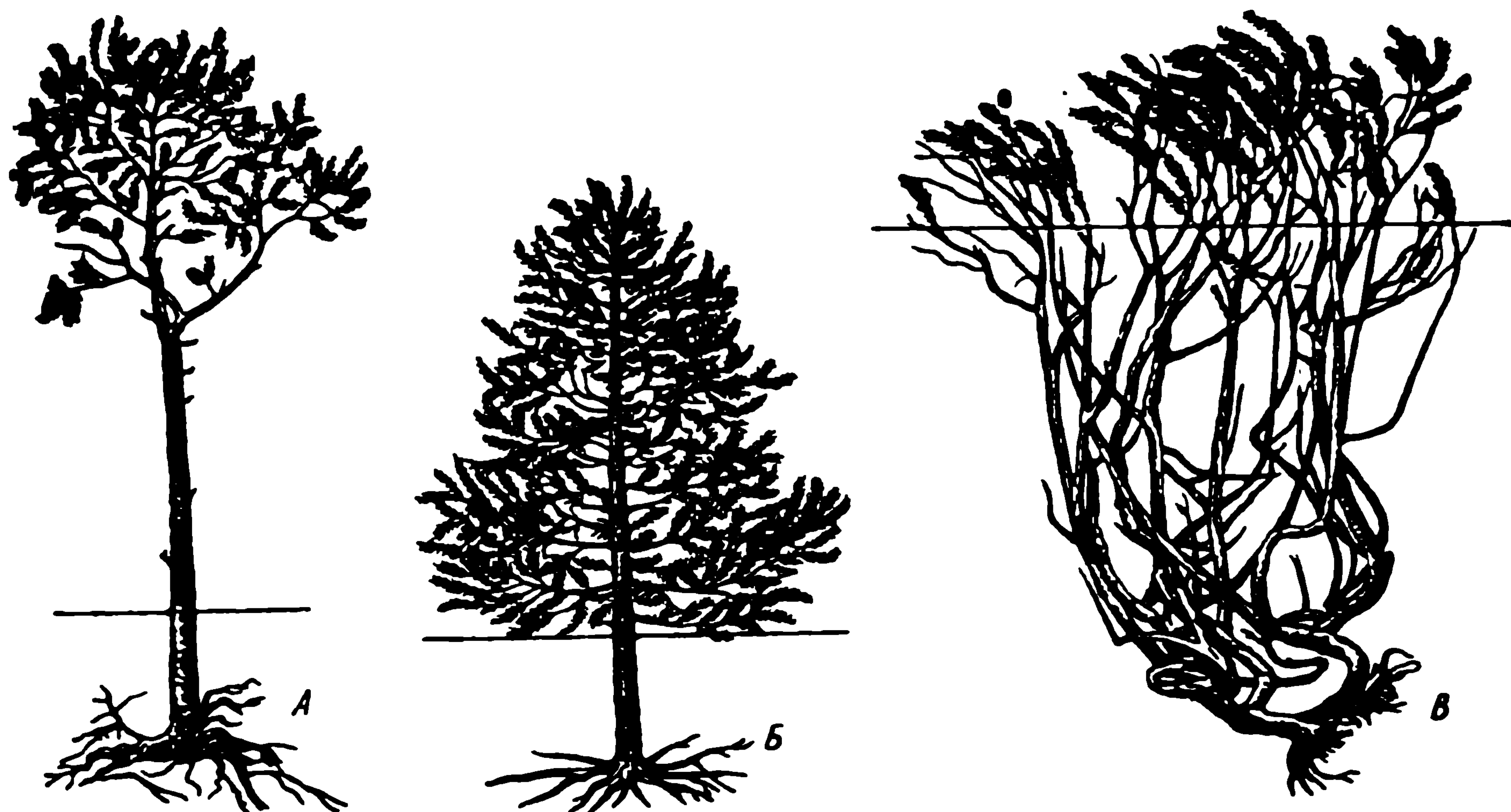


Рис. 6. Болотные формы сосны (*Pinus silvestris*) (по Сукачеву, 1926): *А* — f. *litwinowii* Sukacz; *Б* — f. *wilkommii* Sukacz.; *В* — f. *pumila* Abolin

Частный случай изореагентов — так называемые морфо-биологические группы, т. е. группы особей, отличающихся по морфологическим особенностям и по экологии от других групп в пределах ценопопуляции. Морфо-биологические группы могут быть выявлены при непосредственном наблюдении в природе.

Наблюдая за изменчивостью особей одного вида в природе, следует иметь в виду, что не всякое изменение наследственное, т. е. экотипическое. Существуют и так называемые модификации — отклонения от «нормальных» по своим особенностям особей, происходящие под воздействием изменившихся условий существования и не наследуемые. При возврате условий существования к прежним модификации сразу или спустя некоторое время (до нескольких лет) изменяют признаки, возвращаясь к «норме». Модификации могут иметь и приспособительный к определенным условиям и безразличный по отношению к ним характер, а иногда даже неблагоприятны для вида.

Модифицированное растение, приспособленное к определенным условиям местообитания, называется экадой. Экада может быть

эдафической и климатической в зависимости от факторов, играющих основную роль в ее возникновении. Хороший пример эдафических экад — болотные формы сосны (рис. 6). В зависимости от быстроты нарастания сфагновых мхов и степени обводненности болота меняются характер кроны, размеры ствола, длина хвои и т. д.

При изменении условий существования растений в сообществе экотипы, если они не погибнут, останутся неизменными, в то время как экады изменят свои признаки.

ВОЗРАСТНЫЕ ОСОБЕННОСТИ ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ

Особи одного и того же вида, входящие в состав ценопопуляции, различаются по возрасту. Выделяют следующие основные периоды жизни растений (Работнов, 1945, 1950).

Латентный период (период первичного покоя). Растения находятся в состоянии покоя в виде семян, плодов или других зачатков.

Виргинильный (девственный) период. Период от прорастания зачатков до образования генеративных органов.

Генеративный период. Период размножения семенами или другими зачатками (диаспорами).

Сенильный (старческий) период. Период вегетации после генеративного размножения, когда растения теряют способность к генеративному размножению.

Латентный период у разных растений длится неодинаково. Семена одних растений очень быстро, в течение нескольких дней, утрачивают всхожесть, если не попадают в условия, благоприятные для прорастания. Таковы семена ив, осины, тополей, конского каштана, грецкого ореха и др. (Крокер и Бартон, 1955). Однако быстро теряя всхожесть на открытом воздухе, семена этих же растений в более благоприятных условиях, например в почве, сохраняют ее гораздо дольше. А семена некоторых видов ив сохраняют всхожесть на льду до года.

Благодаря способности диаспор оставаться жизнеспособными в течение ряда лет в почве обычно накапливается большое количество зачатков, в том числе семян. Большая часть их сосредоточена в поверхностном слое толщиной 0—2 *см*, остальные — на глубине 10—20 *см* и более. В среднем в луговых фитоценозах под 1 $м^2$ содержится от нескольких тысяч до нескольких десятков тысяч жизнеспособных семян (Работнов, 1948).

Каждый год почва теряет часть находящихся в ней семян и получает новые. Поэтому количество семян в почве и их видовая принадлежность меняются из года в год. Состав семян в почве может не соответствовать видовому набору растений фитоценоза, пребывающих в это время в активном состоянии. Особенно это заметно в тех случаях, когда условия среды резко меняются год от года и растительный покров в разные годы неодинаков. Днища многих периодически высыхающих водоемов Казахстана бывают покрыты то «подводными лугами» из рдестов (*Potamogeton*), то зарослями однолетних солянок — солероса травянистого (*Salicornia herba-*

cea), шведки рогатой (*Suaeda corniculata*) и др. Поэтому, когда озера пересыхают, почва их днищ содержит большое количество плодиков рдестов и других водных растений (Воронов, 1943). Эти плодики покоятся до тех пор, пока не наступят благоприятные условия для их развития, т. е. пока озерная котловина не наполнится водой. Наряду с ними в почве имеются также плоды и семена наземных растений.

Таким образом, в почве одного и того же участка имеются плоды и семена растений, характерных не для одного, а для нескольких фитоценозов. Участок, занятый в данный момент определенным фитоценозом, благодаря сохранению разнообразных семенных зачатков в почве может развиваться в различном направлении, иными словами, обладает неодинаковыми возможностями развития. Однако в каждом данном году под влиянием определенных условий осуществляется лишь одна из этих возможностей.

Виргинильный (девственный) период включает три стадии развития растений: всходы, ювенильное (юношеское) и имматурное[1] (переходное от ювенильного к взрослому генеративному состоянию).

Всходы — растения, возникшие из семян или иных разносимых зачатков в начальном периоде их жизни. От юношеских растений морфологически отличаются наличием семядольных листьев, иногда отсутствием наземных органов и другими признаками. Продолжительность существования всхода чаще всего составляет один вегетационный период или не превышает одного года. У однолетних растений он может продолжаться всего несколько месяцев или даже недель. У тех видов, которые в течение нескольких лет развивают только подземные органы, период существования всходов продолжается более года.

Лесоводы к всходам относят одно- и двулетние деревца. Но у медленно растущих пород и трех- четырехлетние деревца под пологом леса бывают очень мелки, поэтому выбирают определенную условную величину, обычно 10 *см*, и все деревца высотой 10 *см* и менее относят к всходам, а деревца более 10 *см* высотой — к подросту (т. е. к ювенильным, юношеским, растениям).

Ювенильные (юношеские) растения обычно отличаются от взрослых по форме и размерам листьев.

Иногда юношеские растения морфологически не отличимы от всходов, и в этих случаях только с помощью условной грани можно отделить эти особи.

Растения по их юношескому состоянию можно разбить на две группы:

1. Виды, молодые особи которых способны длительно пребывать в юношеском состоянии. Они могут долгое время существовать как подрост и лишь тогда, когда освобождается место в результате отмирания взрослой особи, переходят в следующие возрастные периоды.

2. Виды, молодые особи которых не способны длительно пребывать в юношеском состоянии. В ненарушенном сообществе подрост

[1] Термин введен А. А. Урановым (1960).

таких растений обречен на гибель и может развиваться только там, где природные условия сообщества нарушены: почва перерыта землероями или падение дерева создало осветленный участок в фитоценозе.

Видовой состав и количественные соотношения всходов и подроста в фитоценозе обычно отличаются от видового состава и соотношения взрослых деревьев. На рис. 7 показано возобновление в дубраве дуба, граба, бука и липы. Начиная с 3—5 лет всходов граба здесь больше, чем всходов дуба.

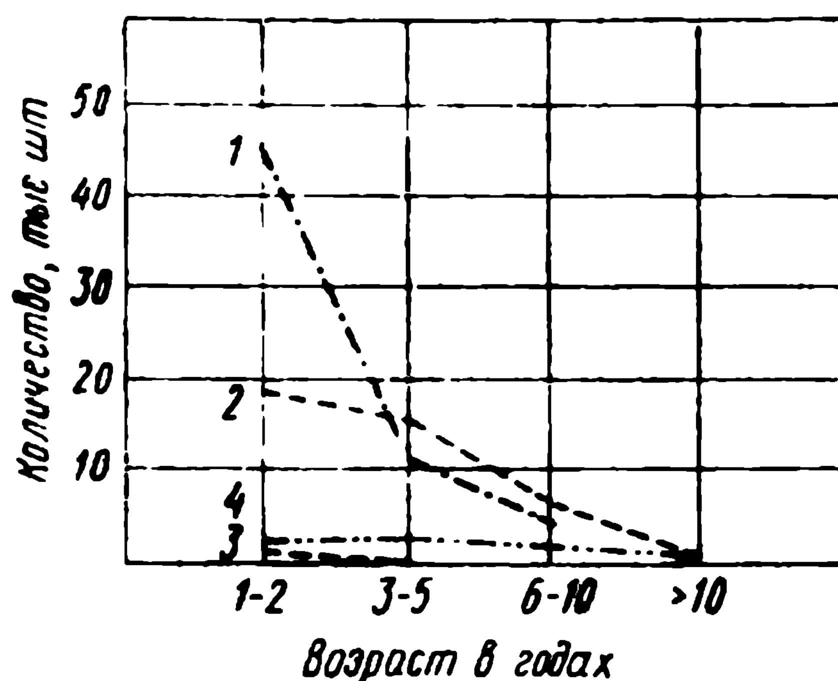


Рис. 7 Естественное возобновление в свежей дубраве Мукачевского лесхоза (по Стойко):

1 — дуб черешчатый, *2* — граб, *3* — бук, *4* — липа

По флористическому составу подрост отличается от материнского насаждения меньшим числом видов и иными количественными соотношениями (Богдановская-Гиенеф, 1941).

Всходы и подрост распределены в фитоценозах неравномерно. Это объясняется несколькими причинами: в некоторых фитоценозах среда неоднородна, взрослые особи разных видов по-разному влияют на всходы, а всходы, как правило, группируются близ материнских растений.

Переходные от ювенильных к взрослым генеративным (имматурные) растения по форме и размерам листьев уже похожи на взрослые растения, но еще не способны цвести и плодоносить.

Общая длительность девственного периода жизни у разных видов и у особей одного и того же вида неодинакова. Одни виды, например эфемеры, могут зацвести спустя две-три недели после прорастания семян, другие — лишь в возрасте нескольких десятков лет. Продолжительность девственного периода у особей одного и того же вида зависит как от различий условий, в которых развивается данный вид (максимальная, минимальная и средняя длительность девственного периода неодинакова в разных ценозах), так и от неоднородности популяции вида, от присутствия в ней различающихся по морфологии или физиологическим особенностям групп растений.

Растения, развивающиеся обычно как однолетние, если они способны к перезимовыванию, часто ведут себя в фитоценозах как двулетние и даже многолетние растения, не давая в первые годы плодов, а двулетние — как многолетние. Перейдя в генеративное состояние, бо́льшая часть растений, плодоносящих неоднократно, продолжает расти, увеличивая из года в год и свою вегетативную массу.

На рис. 8 показано изменение веса надземных органов ветреницы пучковатой (*Anemone fasciculata*) в связи с возрастом. Ветреница зацветает на 20—24-м году, но после этого еще долго продолжает расти.

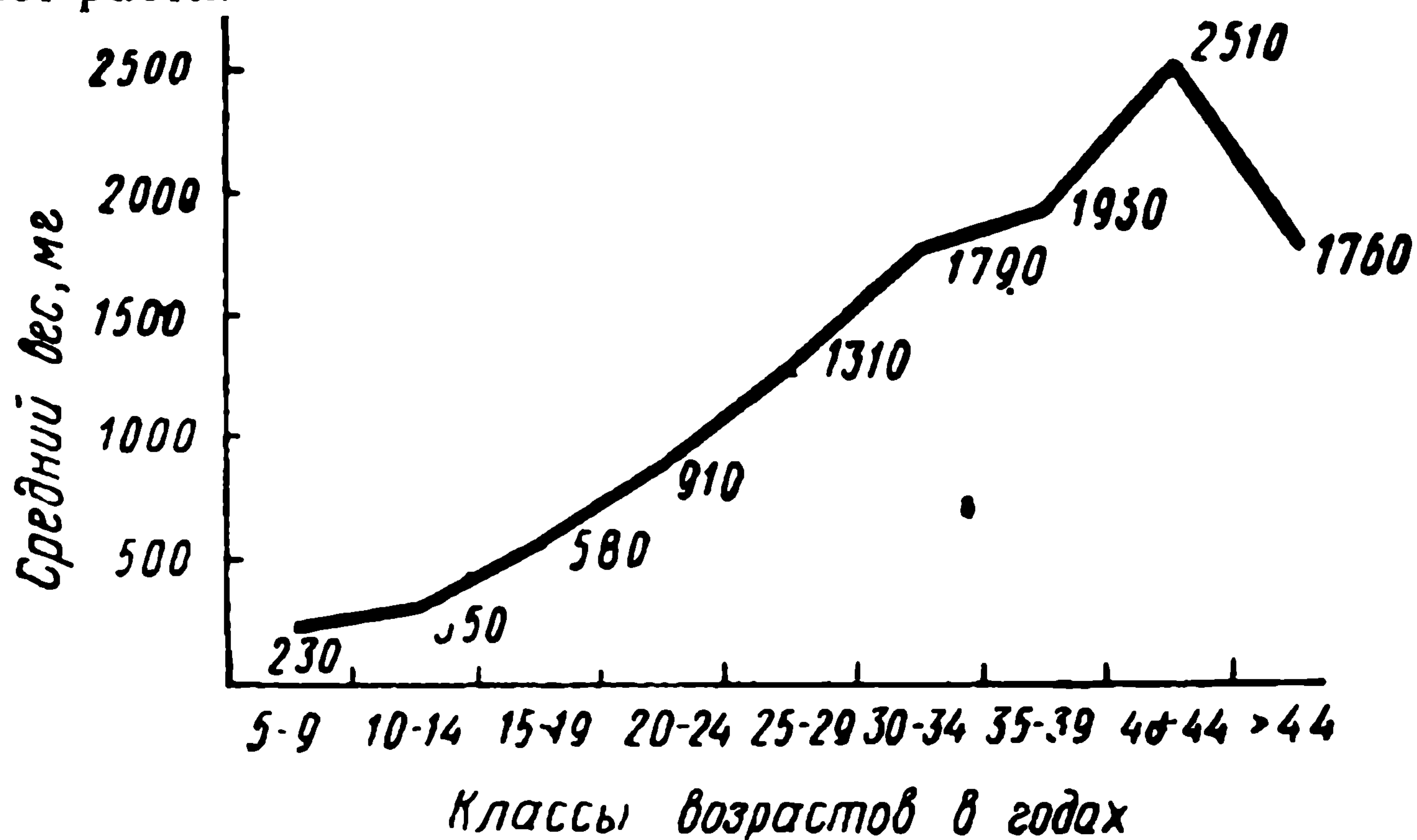


Рис. 8. Изменение веса надземных органов ветреницы пучковатой (*Anemone fasciculata*) в связи с возрастом (по Работнову). Вдоль кривой — средний вес экземпляра (в *мг*).

Многие авторы полагают, что генеративный период в жизни растений должен быть подразделен на три подпериода. К сожалению, удачных названий для этих подпериодов предложено не было. Т. А. Работнов (1968) объединяет особи, находящиеся в генеративном состоянии, в три следующие группы: а) плодоносящие (цветущие) или плодоносившие в периоде нарастания их генеративной и вегетативной мощности; б) плодоносящие или плодоносившие, находящиеся в периоде жизненной кульминации; в) плодоносящие и плодоносившие в периоде снижения генеративной и вегетативной мощности (стареющие плодоносящие или плодоносившие особи).

После достижения половой зрелости не все экземпляры и не ежегодно цветут и плодоносят. Поэтому взрослые растения могут пребывать в фитоценозах то в вегетативном, то в генеративном состоянии. На рис. 9 и 10 показаны особенности цветения одного и того же вида — ветреницы пучковатой в разных фитоценозах и в разные годы. На рис. 9 отражено изменение численности генеративных особей этого вида в различных типах фитоценозов субальпийских лугов с 1945 по 1947 гг. в относительных числах (количество особей, цветших в 1945 г., принято за 100%). Заштрихованная часть столбиков означает (в относительных цифрах) число вновь зацветших в данном году особей ветреницы. На рис. 10 показан процентный состав группы генеративных особей ветреницы пучковатой в 1947 г. в различных типах фитоценозов (по наблюдениям с 1945 по 1947 гг.). Выделены группы особей, цветших лишь в 1947 г. (*1*), цветших в 1945 и 1947 гг. с перерывом в 1946 г. (*2*),

цветших в 1946 и 1947 гг. (*3*), цветших в 1945, 1946 и 1947 гг. (*4*). На обоих рисунках приведены данные для различных типов фито-

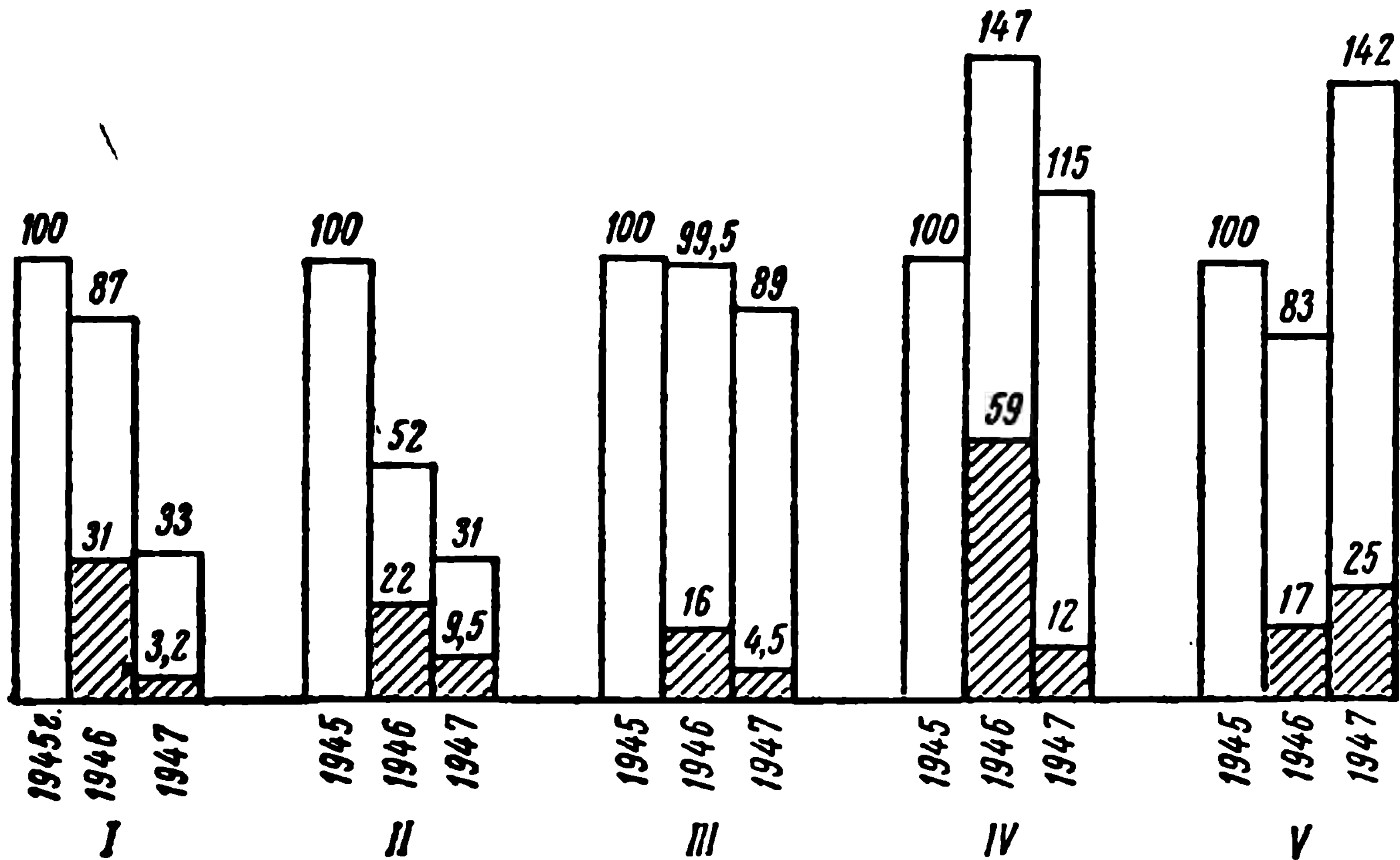


Рис. 9. Изменение численности генеративных особей ветреницы пучковатой (*Anemone fasciculata*) в различных типах ценозов субальпийских лугов (по Работнову). Объяснение в тексте

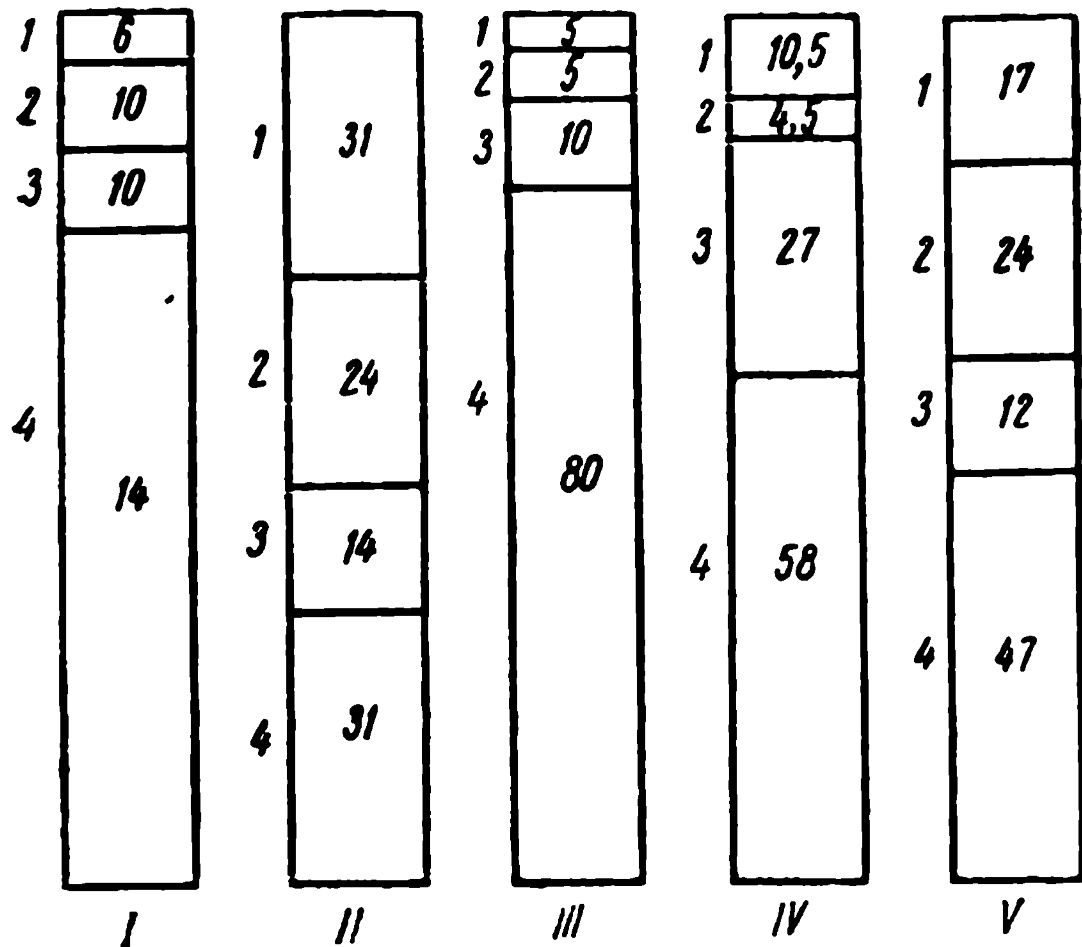


Рис. 10. Процентный состав группы генеративных особей ветреницы пучковатой (*Anemone fasciculata*) в 1947 г в различных типах фитоценозов субальпийских лугов (по Работнову). Объяснение в тексте

ценозов: для кострово-осочково-сухоразнотравного луга (*I*), для кострово-влажноразнотравного луга (*II*), для влажноразнотравно-коротконожкового луга (*III*), для осочково-пестроовсяничного луга (*IV*), для кострово-разнотравного замшелого луга (*V*).

Иногда часть растений может перейти в состояние вторичного покоя, и при этом действительное количество особей данного вида в фитоценозе оказывается более высоким, чем то, которое наблюдается по отношению к экземплярам, имеющим надземные органы.

В жизни большинства растений наступает период явного ослабления жизнедеятельности, связанный со старостью. Он делится на два подпериода: старческого ослабления генеративного воспроизведения и постгенеративной вегетации, когда растения в состоянии развить только вегетативные органы. Второй подпериод выражен не у всех растений, и если бывает, то менее длителен, чем первый.

Определение принадлежности тех или иных особей вида к различным периодам жизни растений позволяет провести анализ популяции. Этот анализ показывает, что состав популяции[1] разных видов в одном и том же фитоценозе, как и состав популяций одного вида в разных фитоценозах, неодинаков.

Более глубокий анализ популяций вида, чем анализ возрастного спектра, возможен в том случае, если определен абсолютный возраст особей этого вида в годах и установлен возрастной состав популяции, т. е. распределение особей по абсолютному возрасту.

Существует несколько методов определения абсолютного возраста. Возраст деревьев определяют по числу годичных колец древесины, а у видов, ежегодно образующих мутовку ветвей, например у сосны, — по числу мутовок.

У некоторых травянистых растений возможен подсчет годичных рубцов на корневищах или числа волокон, образующихся из жилок влагалищ или черешков листьев, сохраняющихся длительное время и образующих так называемую тунику — скопление волокон у оснований наземных побегов.

Для многих растений способ определения возраста не найден.

Изучение состава популяций важно не только с теоретической, но и с практической точки зрения, так как разновозрастные растения, входящие в состав популяции (особи в юношеском, имматурном, взрослом генеративном и старческом состояниях), по-разному реагируют на воздействие человека (на удобрение, выкашивание и т. д.), поскольку нуждаются в разных условиях среды. Так, Н. В. Трулевич (1960) показала, как меняется возрастной спектр различных растений в зависимости от интенсивности выпаса.

На рис. 11 показано распределение особей полыни тяньшанской по возрастным группам в зависимости от степени выпаса. На первой ступени в популяции преобладают особи из группы средневозрастных. Значительную роль играют стареющие, старые, молодые взрослые особи (молодым, средневозрастным и стареющим взрослым особям в понимании Н. В. Трулевич соответствуют три категории генеративных особей, перечисленные выше в понимании Т. А. Работнова). Полувзрослые и юношеские особи присутствуют в наименьшем количестве. Примерно таков же спектр

---

[1] Или, как предлагает его называть А. А. Уранов (1960), возрастной спектр.

и для второй ступени. На третьей ступени резко возрастает относительное участие в популяции старых особей и сокращается участие средневозрастных, молодых взрослых, полувзрослых, юношеских. На четвертой ступени участие в популяции старых особей резко падает. Становится значительно больше средневозрастных и молодых взрослых, возрастает доля участия полувзрослых и юношеских особей. На последней ступени старых особей практически нет, стареющих очень мало, падает доля полувзрослых и средневозрастных, заметно возрастает доля юношеских особей. Таким образом, по возрастному спектру популяции вида можно судить об интенсивности воздействия человека на фитоценоз в целом.

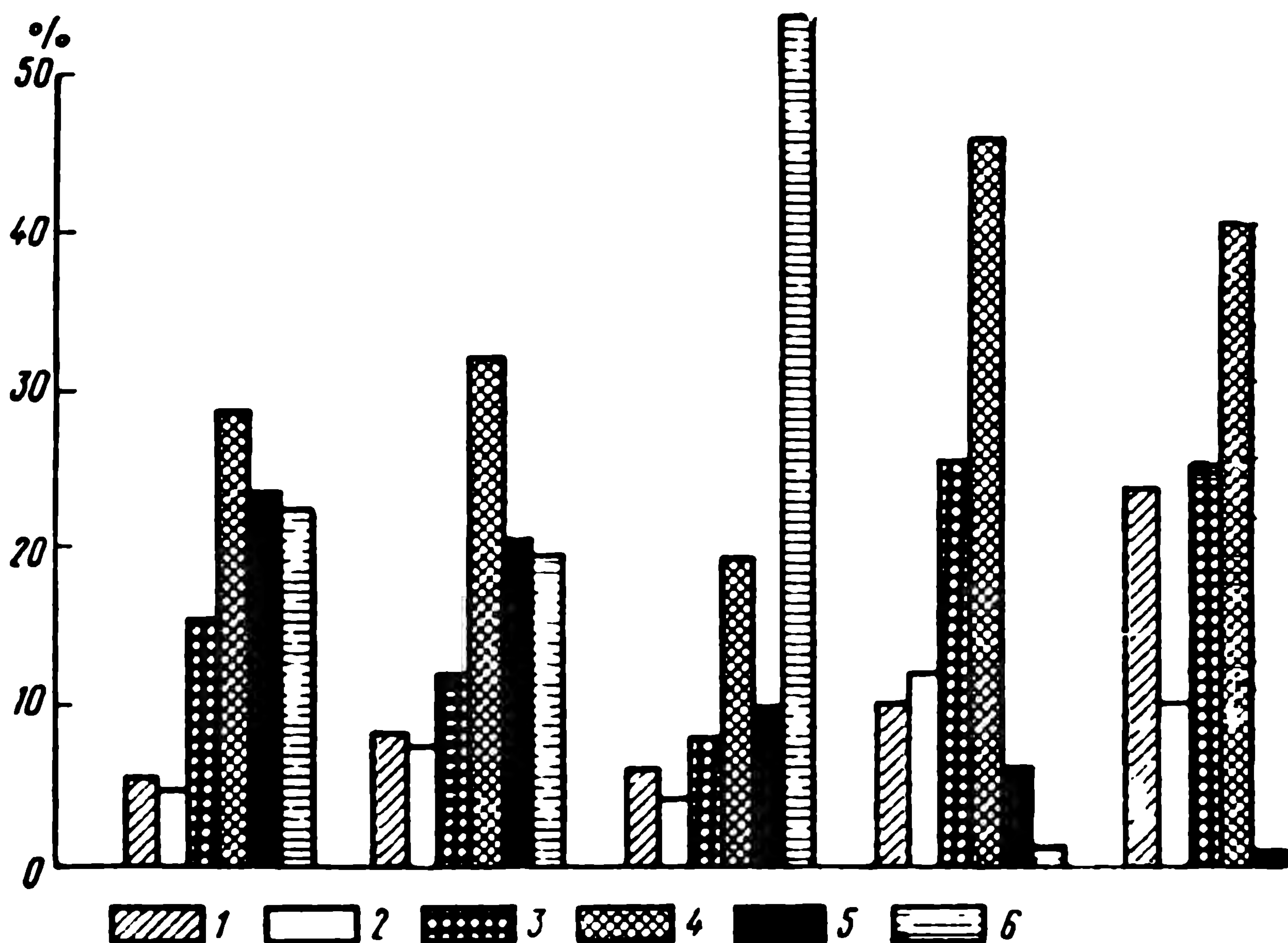


Рис. 11 Возрастной состав популяции полыни тяньшанской (в %) в ряду пастбищной дигрессии (Иссыккульская котловина):

1 — юношеские, 2 — полувзрослые, 3 — молодые, 4 — средневозрастные, 5 — стареющие, 6 — старые (из Трулевич, 1960).

Хозяйственная ценность растений одного вида, относящихся к разным возрастным группам, неодинакова, так как меняется их роль в сообществе из-за различий в экологических особенностях и в размерах.

Среди популяций разных видов растений, входящих в состав фитоценоза, можно выделить несколько типов (Работнов, 1945).

I. Популяции инвазионного (внедряющегося) типа. Растения приживаются в фитоценозе, еще только обосновываются в нем и потому не завершают полного цикла развития.

В этом типе выделяют подтипы:

1. Растение встречается только в виде всходов, возникших из занесенных со стороны семян. Всходы погибают под влиянием неблагоприятных для данного вида условий.

2. Растение встречается в виде всходов, юношеских и вегетирующих взрослых особей. Оно возобновляется только путем заноса семян со стороны. Отсутствие плодоносящих особей может быть связано с неблагоприятными условиями или с тем, что период внедрения растения в сообщество был еще слишком кратким и поэтому растение не успело перейти в генеративную стадию.

II. Популяции нормального типа. Растения проходят в фитоценозе весь цикл своего развития. Этот тип разделяют на подтипы:

1. Растение находится в оптимальных условиях, в популяции высок процент генеративных особей.

2. Растение находится в средних условиях, процент генеративных особей в популяции средний.

3. Растение находится в малоблагоприятных условиях, процент генеративных особей в популяции мал.

III. Популяции регрессивного типа. Генеративное возобновление растений прекратилось.

К этому типу относят следующие подтипы:

1. Растение цветет и дает семена, но появившиеся проростки гибнут, или растение цветет, но не дает семян. Поэтому подрост данного вида в фитоценозе отсутствует.

2. Растение утратило способность к цветению. Оно лишь вегетирует.

3. Растение встречается лишь в виде подземных покоящихся органов или в виде жизнеспособных семян.

Эта классификация позволяет анализировать популяции, образованные разными видами растений, в одном фитоценозе. Она связана с представлениями о жизненности различных растений в фитоценозе.

ЖИЗНЕННОСТЬ ВИДА

Жизненностью, или жизненным состоянием, называют степень развитости (или степень подавленности) вида в фитоценозе. Используя модификации четырехбалльной шкалы Браун-Бланке и Павийара, предложенные В. В. Алехиным и др. и В. Н. Сукачевым, можно привести следующую систему обозначений жизненности:

3а — вид в данном фитоценозе проходит полный цикл развития и нормально развивается, включая плодоношение;

3б — вид, хотя и проходит все стадии развития, но не достигает обычных размеров;

2 — вид вегетативно развит неплохо, но не плодоносит;

1 — вид не плодоносит и очень сильно угнетен, вегетирует слабо.

Этими значками при маршрутных и полустационарных исследованиях обозначается жизненность вида вообще, т. е. большей части его особей, поскольку более детальный анализ состава популяций, охарактеризованный ранее, применяется только при детальных стационарных исследованиях.

Следует иметь в виду, что при однократном описании не всегда можно установить степень жизненности вида. Это возможно только в тех случаях, когда растения данного вида цветут и плодоносят или когда они заметно угнетены. Если же растения находятся в вегетативном состоянии и не угнетены, то при однократном описании трудно сказать, чем это вызвано: тем ли, что сейчас не время плодоношения растения, или тем, что условия неблагоприятны и растение здесь плодоносить не может. Поэтому жизненность всех растений в том или ином фитоценозе может быть установлена только при многократных наблюдениях в течение сезона. Ботаники, характеризующие растения словесными обозначениями вроде «мощные экземпляры», «усиленно вегетирует», «развито средне» и полагающие, что это и есть жизненность, ошибаются. В этом случае можно говорить только о степени вегетативной мощности растений.

РОЛЬ РАЗНЫХ ЖИЗНЕННЫХ ФОРМ В ФИТОЦЕНОЗЕ

Экологическая неоднородность видов растений, образующих фитоценозы, обусловливает и их морфологические отличия. Сходные в морфо-экологическом отношении виды объединяют в группы, называемые жизненными формами.

Существует много определений жизненных форм. И. Г. Серебряков (1962) указывает, что учение о жизненных формах к настоящему времени приобрело по крайней мере два аспекта — эколого-морфологический и эколого-ценотический, тесно связанные друг с другом.

С эколого-морфологических позиций жизненная форма, по И. Г Серебрякову (1962), представляет собой «своеобразный общий облик (габитус) определенной группы растений (включая их надземные и подземные органы — подземные побеги и корневые системы), возникающий в их онтогенезе в результате роста и развития в определенных условиях среды. Этот габитус исторически возникает в данных почвенно-климатических условиях как выражение приспособленности растений к этим условиям». С эколого-ценотической точки зрения жизненная форма — это «выражение способности определенных групп растений к пространственному расселению и закреплению на территории, к их участию в формировании растительного покрова».

Не подлежит сомнению, что оба определения жизненной формы не противоречат друг другу, а отражают различные грани единого сложного явления.

Не противоречит этим определениям и представление о жизненной форме, сформулированное М. В. Культиасовым (1950), согласно которому жизненная форма — это «совокупность растений, сходных по их исторически сложившимся приспособлениям к условиям существования, с помощью которых эти растения утверждаются в жизни и, размножаясь, прогрессируют».

Таким образом, к одной жизненной форме относятся растения, сходные по морфологической структуре и приспособительным свойствам.

Какие же признаки растений следует принимать во внимание при установлении жизненных форм?

Не все признаки растения обнаруживают соответствие с окружающей средой. Имеются так называемые организационные, наследственно закрепленные признаки, как, например, число тычинок, пестиков, лепестков и чашелистиков, наличие очередных, супротивных или мутовчатых листьев и т. д. Эти признаки не подвергаются быстрым изменениям под влиянием среды. Другие признаки растения пластичны и быстро изменяются под воздействием среды. Это приспособительные признаки. Примерами их могут служить форма листьев, одновременность или неодновременность их опадения в неблагоприятный период, степень защищенности почек от неблагоприятных условий, размеры потерь растений в периоды засухи или холодов, способность к вегетативному размножению, характер подземных частей и пр. Приспособительные признаки в некоторых случаях меняются медленнее, чем среда: среда уже успела измениться, а приспособления к этой изменившейся среде еще не успели выработаться. Поэтому некоторые признаки, которые были полезны растению ранее, уже не соответствуют изменившимся условиям среды.

При характеристике жизненных форм растений принимают во внимание приспособительные признаки. При этом в каждом конкретном случае следует оценивать, насколько тот или иной признак соответствует условиям современной среды и насколько он является «наследием прошлого» — приспособлением к среде прошлых эпох, ныне находящимся в противоречии с условиями среды обитания.

Иногда различают жизненные формы, представляющие результаты приспособления растения к условиям местообитания, и формы роста, выделяемые на основе физиономических признаков — облика растения. Однако, как справедливо отмечает И. Шмитхюзен (1966), нельзя провести резкой грани между физиономической и экологической классификациями растений: приспособления растений в определенной степени фиксируются в их облике и поэтому формы роста в значительной степени являются приспособительными. В связи с этим в дальнейшем нами эти понятия отождествляются.

При установлении жизненных форм в основу могут быть положены два принципа. Во-первых, жизненные формы выделяют по приспособлениям растений к одному-двум ведущим, наиболее су-

щественным факторам среды (например, по отношению к особенностям режима температуры и влажности или по отношению к степени увлажнения местообитаний). В этом случае возможно множество систем жизненных форм, построенных на основе различных групп приспособительных признаков и применяемых для различных целей. Во-вторых, жизненные формы выделяют по совокупности приспособительных особенностей растений, относящихся к этим жизненным формам. В этом случае возможна лишь одна система жизненных форм. Системы жизненных форм, построенные по первому принципу, более удобны для пользования, чем системы, построенные по второму принципу.

Е. Варминг (Warming, 1896) указывал, что жизненная форма — это облик растений, который складывается в единстве растения с окружающей средой от первого момента жизни растения до последнего, т. е. от прорастания до образования зрелых семян. Отсюда следует, что растение на разных стадиях его жизни должно быть отнесено к одной жизненной форме, как бы эти стадии ни отличались одна от другой. К одной жизненной форме следует относить и зооспору водоросли, и взрослую водоросль; спорофит и гаметофит (заросток) папоротника и т. д. Точно так же к одной и той же жизненной форме относятся господствующие и угнетенные особи одного и того же вида, особи, растущие в фитоценозе, и одиночные.

Понятие «жизненная форма» неопределенно по объему. Например, можно говорить о жизненной форме дерновинных злаков вообще, а можно выделять жизненные формы крупнодерновинных и мелкодерновинных злаков. В практической работе фитоценолога объем понятия «жизненная форма» определяется той степенью дробности, которая необходима в данном конкретном исследовании.

В фитоценологии находят применение различные системы жизненных форм. При характеристике растительных сообществ весьма существенно знать, какие растения — травянистые или деревянистые, с отмирающими на неблагоприятный период надземными частями или сохраняющие их, многолетние или однолетние, с ползучими или прямыми побегами, с одиночными стеблями или образующие дерновины и подушки — играют основную роль в том или ином сообществе.

Рассмотрим некоторые наиболее широко применяющиеся системы жизненных форм, прежде всего систему Раункиера.

Раункиер исходит из того, что не все экологические факторы равнозначны для выделения жизненных форм растений. Одни из них, например содержание кислорода и углекислого газа в воздухе, колеблются в разных районах и в разных фитоценозах так незначительно, что их вообще не стоит учитывать при установлении жизненных форм. Другие, например свет, химические и физические особенности почв, взаимоотношения между животными и растениями, взаимоотношения между растениями, настолько сильно варьируют даже в пределах небольшой площади, что их

трудно использовать при сравнительном анализе растительного покрова районов, имеющих значительные размеры; их можно применять лишь для детальной характеристики особенностей распределения растительности внутри этих районов. Поэтому при выделении жизненных форм растений, характеризующих обширные

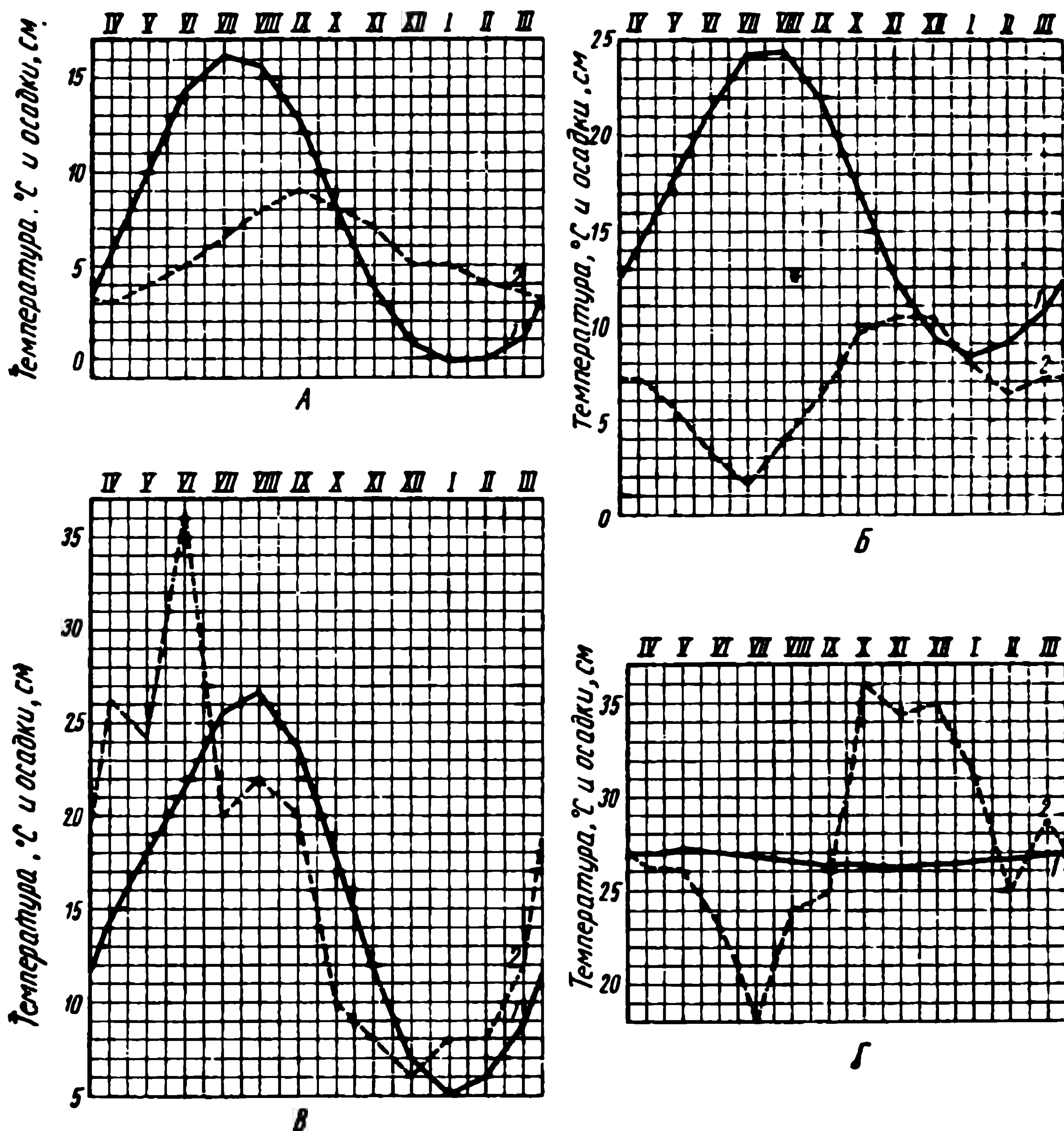


Рис. 12. Гидротермальные чертежи (из Раункиера): *А* — для Дании: *Б* — для южной Италии (температуры для Неаполя): *В* — для южной Японии (Нагасаки); *Г* — для восточного побережья Суматры близ экватора:

1 — температура, *2* — осадки

территории, следует использовать два признака: влажность, воду (которая может быть выражена количеством осадков) и температуру. Для характеристики климата Раункиер применил диаграммы, которые он назвал гидротермами, на которых изображены количество осадков и температуры, характерные для того или иного района.

На рис. 12 приведены такие диаграммы для различных районов земного шара.

При выделении жизненных форм Раункиер учитывает положение почек возобновления, а при выделении более мелких экологических групп растений — некоторые другие признаки: степень защищенности почек, наличие или отсутствие листьев в течение неблагоприятного периода и др.

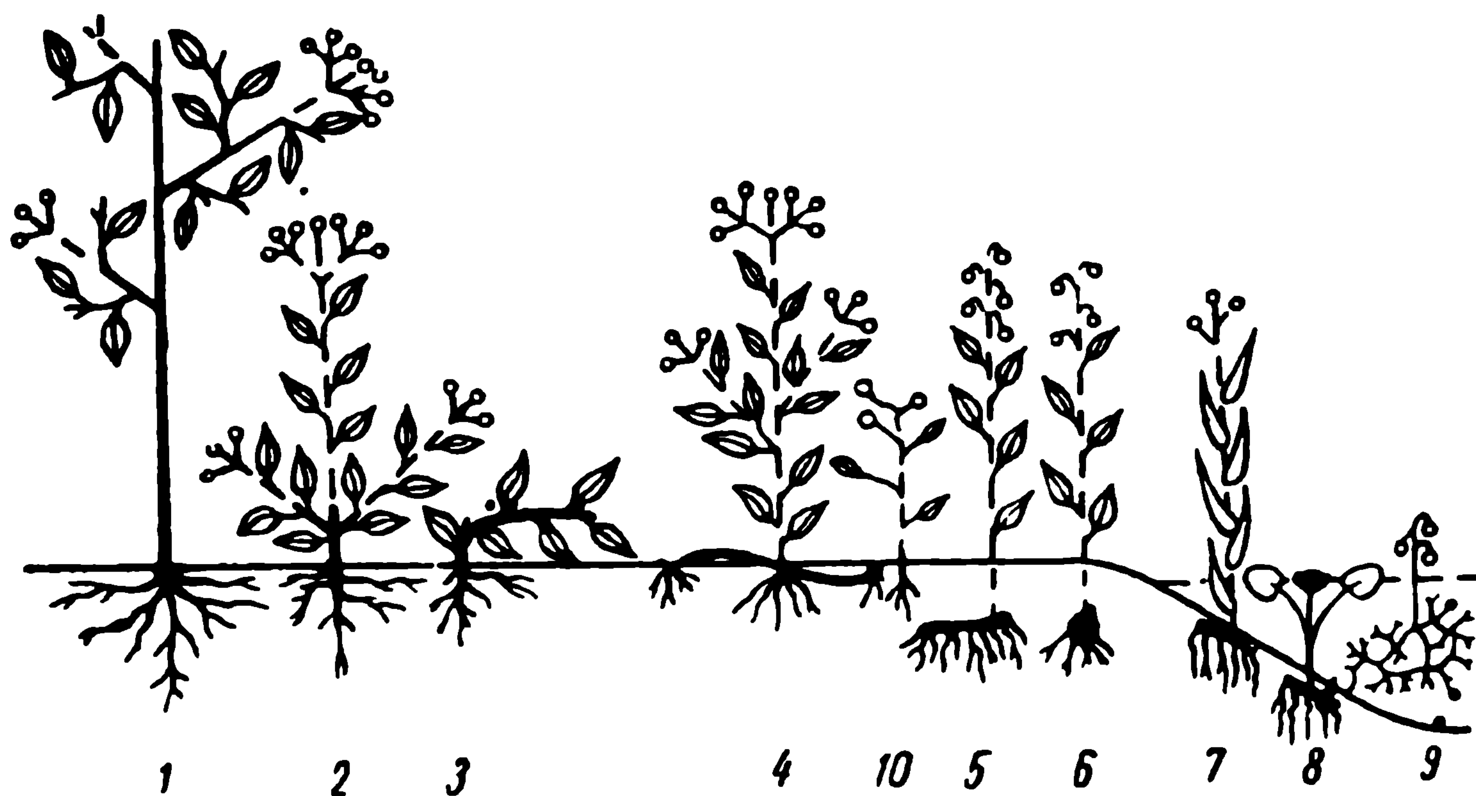


Рис. 13. Основные жизненные формы (по Раункиеру)

Раункиер различает следующие жизненные формы, которые он называет также биологическими типами (рис. 13): фанерофиты *1*, хамефиты (*2* — полукустарник, *3* — активный хамефит), гемикриптофиты *4*, криптофиты (*5* — корневищный геофит, *6* — луковичный геофит, *7* — гелофит, *8* — гидрофит с плавающими листьями и корневищами, *9* — гидрофит, свободноплавающий в воде, с остающимися почками), терофиты *10*. Не затушеваны и показаны пунктиром отмирающие на неблагоприятный период части растений, зачернены остающиеся части растений (стебли, подземные органы) и почки. Слева направо заметно улучшение укрытия частей, сохраняющихся на неблагоприятный период (если не считать терофитов, у которых растение отмирает целиком, оставляя только семена).

Фанерофиты — растения, почки и концевые побеги которых, предназначенные для переживания неблагоприятного периода года, поднимаются в воздух на стеблях, которые живут несколько, иногда много, лет. Эта жизненная форма подразделена на 15 подтипов.

1. Травянистые фанерофиты растут в условиях постоянно влажного тропического климата. Они напоминают высокие травы умеренного пояса, но их побеги живут несколько лет, не деревенея, а стебли, как правило, слабее, чем у деревянистых растений. К ним относятся бегония и многие виды семейств крапивных, бальзаминовых, молочайных, перечных, ароидных, коммелиновых и др.

2. Вечнозеленые мегафанерофиты — растения более 30 *м* высоты с незащищенными почками.

3. Вечнозеленые мезофанерофиты — растения высотой 8—30 *м* с незащищенными почками.

4. Вечнозеленые микрофанерофиты — растения высотой 2—8 *м* с незащищенными почками.

5. Вечнозеленые нанофанерофиты — растения ниже 2 *м* с незащищенными почками.

2—5-я группы объединяют деревянистые растения влажных тропических лесов.

6. Эпифитные фанерофиты — цветковые и папоротникообразные эпифиты тропических и субтропических лесов.

7. Вечнозеленые мегафанерофиты с защищенными почками.

8. Вечнозеленые мезофанерофиты с защищенными почками.

9. Вечнозеленые микрофанерофиты с защищенными почками.

10. Вечнозеленые нанофанерофиты с защищенными почками.

7—10-я группы объединяют деревянистые растения субтропических лавровых и жестколистных лесов, а также хвойные деревья и кустарники. К 10-й группе относят также вечнозеленые кустарнички умеренных и холодных широт (брусника, толокнянка и др.).

11. Стеблесуккулентные фанерофиты — кактусы, кактусовидные молочаи и др.

12. Мегафанерофиты с опадающей листвой и защищенными почками.

13. Мезофанорофиты с опадающей листвой и защищенными почками.

14. Микрофанерофиты с опадающей листвой и защищенными почками.

К 12—14-й группам автор относит деревья и кустарники лесов с опадающей на сухое или на холодное время года листвой, а также деревянистые растения саванн.

15. Нанофанерофиты с опадающей листвой и защищенными почками. Кустарнички умеренных и холодных широт с опадающей на зиму листвой (черника, карликовая березка и др.).

Хамефиты — растения, почки и концевые побеги которых, предназначенные для перенесения неблагоприятного периода, развиты на побегах или частях побегов, которые или лежат на поверхности земли, или расположены настолько близко к ней, что в областях, где зимой поверхность земли покрыта снегом, он закрывает их, а в теплых областях их частично закрывают отмершие остатки растений, лежащие на поверхности почвы. Эти почки и концевые побеги не поднимаются выше 20—30 *см* над поверхностью.

Эту жизненную форму автор подразделяет на четыре подтипа:

1. Полукустарниковые хамефиты, верхние части побегов которых отмирают к концу вегетационного периода, так что только нижние их части переносят неблагоприятный период. Виды этого подтипа произошли частично от травянистых фанерофитов, частично — от нанофанерофитов. Особенно характерны они для сре-

диземноморского климата. К ним относятся виды семейств губоцветных, гвоздичных, бобовых и др. К этому же подтипу относятся и хамефиты с поднимающимися кверху побегами, не отмирающими на концах, но имеющими ограниченный рост.

2. Пассивные хамефиты, вегетативные побеги которых отрицательно геотропичны и остаются неизменными в начале неблагоприятного периода. Они слабы, у них нет достаточно развитой механической ткани и поэтому не могут стоять прямо, падают и лежат на земле. На концах они приподнимаются, так как рост концов побегов вызывает отрицательный геотропизм. Этот подтип включает виды вечнозеленые и с опадающей листвой, с защитой почек и без защиты. Одни из этих растений травянистые, другие деревянистые. Особенно их много в альпийской области гор. Сюда относятся виды резухи (*Arabis*), очитка (*Sedum*), камнеломки (*Saxifraga*), крупки (*Draba*), а из растений равнин — звездчатка жестколистная (*Stellaria holostea*, рис. 14) и др.

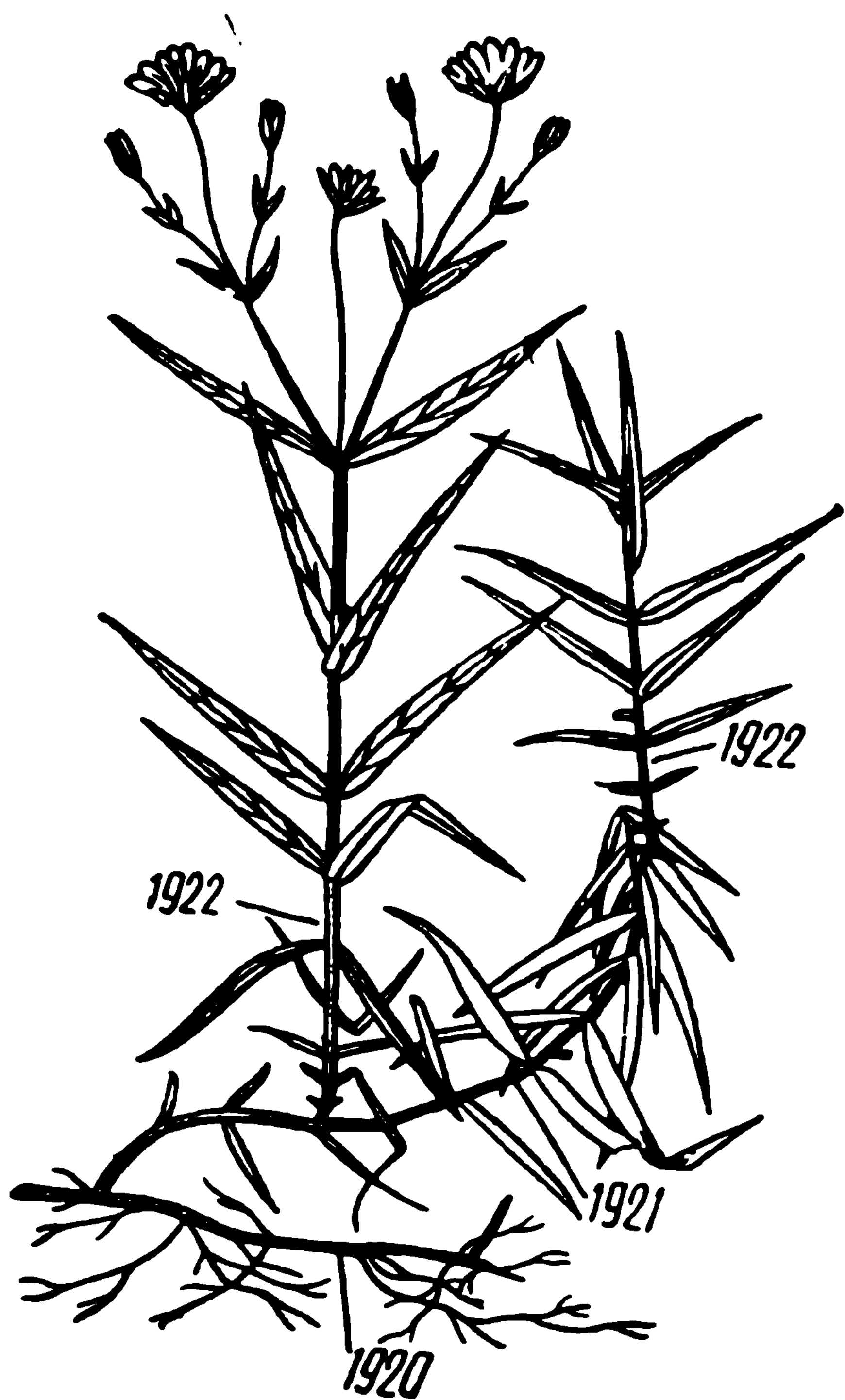


Рис. 14. Звездчатка жестколистная (*Stellaria holostea*) (по Алехину, 1923). Хамефит с листьями, отмирающими уже в конце лета, но остающимися на растении (на рисунке эти листья без жилок). Побеги 1922 г. — один цветоносный, другой бесплодный — развились из пазух листьев 1921 г. Побег 1920 г представляет уже корневище



Рис. 15. Вероника лекарственная (*Veronica officinalis*) (по Маевскому)

3. Активные хамефиты, вегетативные побеги которых остаются неизмененными в начале неблагоприятного периода. Эти побеги

лежат на поверхности земли потому, что они трансверсально (поперечно) геотропичны. Поэтому в отличие от побегов пассивных хамефитов побеги этих растений на концах не приподнимаются. В этом подтипе, как и в предыдущем, объединены виды вечнозеленые и с опадающей листвой, с защитой почек и без защиты, травянистые и деревянистые. Сюда относятся виды барвинка (*Vinca*), тимьяна (*Thymus*), а также вероника лекарственная (*Veronica officinalis*, рис. 15), толокнянка (*Arctostaphylos*), линнея северная (*Linnaea borealis*), вороника черная (*Empetrum nigrum*), луговой чай (*Lysimachia nummularia*) и др.

4. Растения-подушки. Побеги их отрицательно геотропичны, как и у пассивных хамефитов, но растут они так тесно, что не дают упасть друг другу, даже если механическая ткань развита слабо. Побеги короткие. Подушковидный рост защищает от неблагоприятных условий среды. Эта группа произошла от пассивных хамефитов. Она еще в большей степени, чем группа пассивных хамефитов, характерна для альпийской области гор. К ней относятся некоторые высокогорные виды незабудок (*Myosotis*), камнеломок (*Saxifraga*), соссюрей (*Saussurea*) и др.

Гемикриптофиты — растения, побеги которых в начале неблагоприятного периода отмирают до уровня почвы, поэтому в течение этого периода остаются живыми только нижние части растений, защищенные почвой и отмершими листьями. Они-то и несут почки, предназначенные для образования побегов следующего сезона с листьями и цветками. Эти растения господствуют везде, кроме более теплых и относительно влажных областей, в которых главная роль принадлежит фанерофитам.

Эту жизненную форму автор подразделяет на три подтипа:

1. Протогемикриптофиты. К этому подтипу относятся гемикриптофиты, у которых воздушные побеги, несущие листья и цветки, удалены от основания. Наиболее крупные листья находятся в средней части побега, и их размеры уменьшаются книзу и кверху от средней части. Книзу листья становятся чешуйчатыми и служат для защиты почек в неблагоприятный период. Они ежегодно образуют нецветущие удлиненные воздушные побеги, которые при благоприятных условиях могут пережить зиму, и в этом случае растение ведет себя как полукустарниковый хамефит.

На рис. 16 изображена система побегов котовика широколистного (*Nepeta latifolia*) в осеннем состоянии: *1* — сохранившаяся часть побега, который цвел в 1908 г.; *2* — самая нижняя сохранившаяся часть побега, который цвел в 1904 г.; относящиеся к ней почки скрыты в почве и должны были развиться в 1905 г., но уже осенью 1904 г. выросли в облиственные побеги *3* с короткими боковыми побегами *4*, расположенными на поверхности почвы. При благоприятных условиях воздушная часть побегов *3* может пережить зиму, и растение может расти как полукустарниковый хамефит.

Этот подтип встречается там, где неблагоприятный период вызван либо засухой, либо холодом.

У одних протогемикриптофитов отсутствуют столоны[1] (зверобои — *Hypericum*, молочаи — *Euphorbia*, норичники — *Scrophularia* и др.), другие снабжены подземными или надземными столонами (кипрей болотный — *Epilobium palustre*, чистец лесной — *Stachys silvatica*, крапива двудомная — *Urtica dioica*, василистник малый — *Thalictrum minus*, некоторые льнянки — *Linaria*).



Рис. 16. Котовик широколистный (*Nepeta latifolia*); система побегов в осеннем состоянии (по Раункиеру)

Виды рода малина (*Rubus*) характеризуются тем, что они в первый год дают вегетативные побеги, которые, перезимовав, развивают боковые цветущие ветви. После плодоношения побеги отмирают. Таким образом, на воздушной части вегетативных побегов находятся только почки, из которых развиваются цветущие побеги, а вегетативные почки, от которых зависит продолжение ин-

[1] Столонами называют подземные или надземные стелющиеся по поверхности почвы недолговечные побеги с длинными междоузлиями, служащие для размножения.

дивидуальной жизни растения, располагаются на подземной части побега. Это дает основание причислить род малина (к их числу относится малина обыкновенная — *Rubus idaeus*) к протогемикриптофитам.



Рис. 17. Частично розеточное растение — колокольчик яснотколистный (*Campanula lamiifolia*) (по Раункиеру)

2. Частично розеточные гемикриптофиты. К этому подтипу автор относит гемикриптофиты, у которых воздушные побеги, несущие и листья и цветки, характеризуются тем, что самые крупные листья и обычно в наибольшем числе находятся в нижней части побега, где междоузлия более или менее укорочены, так что листья образуют род розетки (рис. 17). Эти растения обитают преимущественно в умеренном климате, где лето не очень сухое и где почва покрыта снегом на более или менее длительный срок.

Кроме многолетних растений, к этой группе отнесены и очень многие двулетние. Подавляющее большинство растений этой группы не образует столонов (таковы многие гвоздичные, лютиковые, розоцветные, зонтичные, колокольчиковые, сложноцветные, дерновинные злаки и другие растения). У некоторых имеются воздушные (живучка ползучая — *Ajuga reptans*) или подземные (сныть обыкновенная — *Aegopodium podagraria*) столоны.

3. Розеточные гемикриптофиты. К этому подтипу относятся гемикриптофиты, у которых удлиненная надземная часть побега несет только цветки, а листья сосредоточены у основания побега. В большинстве случаев эти растения в первый год развивают розетку листьев и лишь на второй год дают безлистный вертикальный надземный побег. Они обитают преимущественно в районах со снежным покровом. Многие из них имеют вечнозеленые листья. Из розеточных гемикриптофитов не образуют столонов росянка (*Drosera*), кермек (*Statice*), первоцвет (*Primula*), маргаритка (*Bellis*), одуванчик (*Taraxacum*), кульбаба (*Leontodon*) и др. Имеет столоны подбел (*Petasites*).

При наблюдениях над перезимовыванием растений в степях (Воронов, 1949, 1952) было установлено, что протогемикриптофиты и розеточные гемикриптофиты представляют собой два резко различных типа растений: пластичный и консервативный. Протогемикриптофиты — пластичные растения. У них к осени развивается большое количество олиственных побегов различной длины и почек, расположенных как у корневой шейки, так и выше и ниже ее. В зависимости от суровости зимы они сохраняют то только почки, то почки и побеги с листьями, находящиеся на разных стадиях развития и расположенные на различной высоте над корневой шейкой. Они приспособлены к меняющимся год от года метеорологическим особенностям зимы, но в суровые зимы теряют часть своих ростков и побегов. Розеточные гемикриптофиты — консервативные растения. Они имеют одну-две почки у корневой шейки, хорошо защищенные от зимних холодов и приспособленные к наиболее суровым зимним условиям местности. Эти растения не теряют отмерзающих побегов и ростков, зато весной развиваются медленнее протогемикриптофитов.

Криптофиты. Это растения, у которых почки или окончания побегов, предназначенные для перенесения неблагоприятного периода, расположены под поверхностью почвы или на дне водоема.

Эта жизненная форма подразделена на три подтипа:

1. Геофиты. К этому подтипу отнесены растения, у которых почки и окончания побегов, приспособленные к перенесению неблагоприятного сезона, развиваются на подземных побегах на некоторой глубине. Особенно типичны они для степей, хотя встречаются и в других зонах, и там, где неблагоприятный период вызван засухой, и там, где он вызван морозами. Обычно растения этого подтипа имеют запасы питательных веществ.

Среди геофитов различают следующие группы растений.

Корневищные геофиты, имеющие более или менее удлиненные,

обычно горизонтальные корневища (виды купены — *Polygonatum*, спаржи — *Asparagus*, вороньего глаза — *Paris*, ситника — *Juncus*, некоторые осоки — *Carex*, злаки, например пырей ползучий — *Agropyron repens* и тростник — *Phragmites communis*, ветреницы — *Anemone*, и др.).

Клубневые геофиты, имеющие клубни, служащие как для запасания питательных веществ, так и для перенесения неблагоприятных условий. Клубни могут иметь стеблевое происхождение (например, у цикламена — *Cyclamen*, хохлатки полой — *Corydalis cava*, очитка наибольшего — *Sedum maximum*, картофеля — *Solanum tuberosum*, земляной груши — *Helianthus tuberosus* и др.), корневое (например, у таволги шестилепестной — *Filipendula hexapetala*, пеона тонколистного — *Paeonia tenuifolia*, некоторых видов лютика — *Ranunculus*) и двойственное (в этом случае в их состав кроме корня, образующего большую часть клубня, входит и почка; примеры — многие орхидные, чистяк весенний — *Ficaria verna* и др.).

Клубнелуковичные геофиты[1], имеющие клубнелуковицу (клубнелуковица — видоизменение клубня, который несет в верхней части зачатки ассимилирующих листьев и окутан пленчатыми и волокнистыми основаниями высохших листьев); примеры: шафран (*Crocus*), шпажник (*Gladiolus*).

Луковичные геофиты. Запасают питательные вещества в чешуйчатых листьях, образующих луковицу. Луковица несет и почки, предназначенные для перенесения неблагоприятного периода. К этой группе геофитов относят лук (*Allium*), птицемлечник (*Ornithogalum*), гусиный лук (*Gagea*), глоксинию (*Gloxinia*), тюльпан (*Tulipa*), нарцисс (*Narcissus*) и др.

Корневые геофиты. Переносят неблагоприятный период при помощи почек, располагающихся на сохраняющихся частях корней, остальные же органы растения, в том числе и верхние части корней, отмирают в начале неблагоприятного периода. К ним относятся вьюнок полевой (*Convolvulus arvensis*), бодяки щетинистый и полевой (*Cirsium setosum*, *C. arvense*) и др.

Переходную группу от гемикриптофитов к корневым геофитам представляют такие растения, как льнянка обыкновенная (*Linaria vulgaris*), щавелек (*Rumex acetosella*), осот желтый полевой (*Sonchus arvensis*) и др., которые, будучи гемикриптофитами, в неблагоприятные годы, когда отмирают не только надземные органы, но и верхние части корней, сохраняются за счет почек на корнях, расположенных на некоторой глубине в почве.

2. Гелофиты. К этому подтипу отнесены виды, которые растут в почве, насыщенной водой, или в воде, над которой поднимаются их листоносные и цветоносные побеги. К их числу относятся аир (*Acorus calamus*), ежеголовка (*Sparganium*), рогоз (*Typha*), камыш (*Scirpus*), частуха (*Alisma*), стрелолист (*Sagittaria*) и др.

3. Гидрофиты. В этот подтип входят растения, живущие в во-

[1] Раункиер этой группы геофитов не выделял.

де и переносящие неблагоприятный период при помощи почек на корневищах или почек, свободно лежащих на дне водоема. Листья этих растений погруженные или плавающие; над поверхностью воды поднимаются (и то не у всех видов) только цветки или соцветия.

Среди них различают:

а) растения с корневищами на дне водоема, на которых находятся зимние почки (кувшинка — *Nymphaea*, кубышка — *Nuphar*, многие рдесты — *Potamogeton*, элодея канадская — *Elodea canadensis* и др.).

б) растения, на зиму полностью отмирающие, за исключением зимующих почек или коротких побегов, падающих на дно водоема (пузырчатка — *Utricularia*, рдесты — *Potamogeton*, телорез — *Stratiotes aloides* и др.).

Терофиты. Это растения благоприятного сезона, «летние растения». Переживают неблагоприятный сезон в виде семян. Ими сравнительно богаты степи, полупустыни и пустыни. К этой группе, кроме обычных однолетников, относятся и зимующие однолетники, которые, начав развитие осенью, зимуют в вегетативном состоянии и будущей весной или летом заканчивают свой цикл развития, давая семена.

Из перечисленных пяти основных жизненных форм наиболее примитивной, родоначальной формой следует считать ту, которая господствовала на Земле в период, когда климатические пояса и зоны еще не были выражены. В это время климат Земли, видимо, очень мало отличался от климата современных влажных тропических лесов и нефелогилей и, следовательно, первичной формой следует считать фанерофитов с незащищенными почками, ныне господствующих в этих лесах. Постепенно условия существования растений на земном шаре стали дифференцироваться по количеству влаги, по продолжительности сухого и влажного периодов, по температурному режиму.

В разных географических условиях фанерофиты вырабатывали неодинаковые приспособления к неблагоприятному периоду. Многие из них выработали приспособления, защищающие листья в почках. В более суровых условиях ряд фанерофитов утратил вечнозеленость, и листья растений этой группы стали опадать на сухой или на холодный период года. В пределах группы фанерофитов возникли нанофанерофиты, затем низкорослые хамефиты и, наконец, гемикриптофиты, сохраняющие на неблагоприятный период лишь нижние части побегов, защищенные почвой или опавшими листьями. Возникновению групп геофитов и терофитов способствовали условия жарких сухих стран, где растения за короткий период с благоприятными условиями успевают принести плоды. Терофиты распространились здесь в связи со слабой сомкнутостью растительного покрова.

Естественно, что эта картина отражает лишь общее направление эволюции жизненных форм, в действительности же дело обстояло значительно сложнее.

Подсчитывая процент видов, относящихся к той или иной жизненной форме в различных фитоценозах или в различных областях земного шара, получают так называемый биологический спектр фитоценозов. На рис. 18 даны такие спектры растительности областей влажного тропического леса и леса умеренных широт с опадающей листвой (табл. 1).

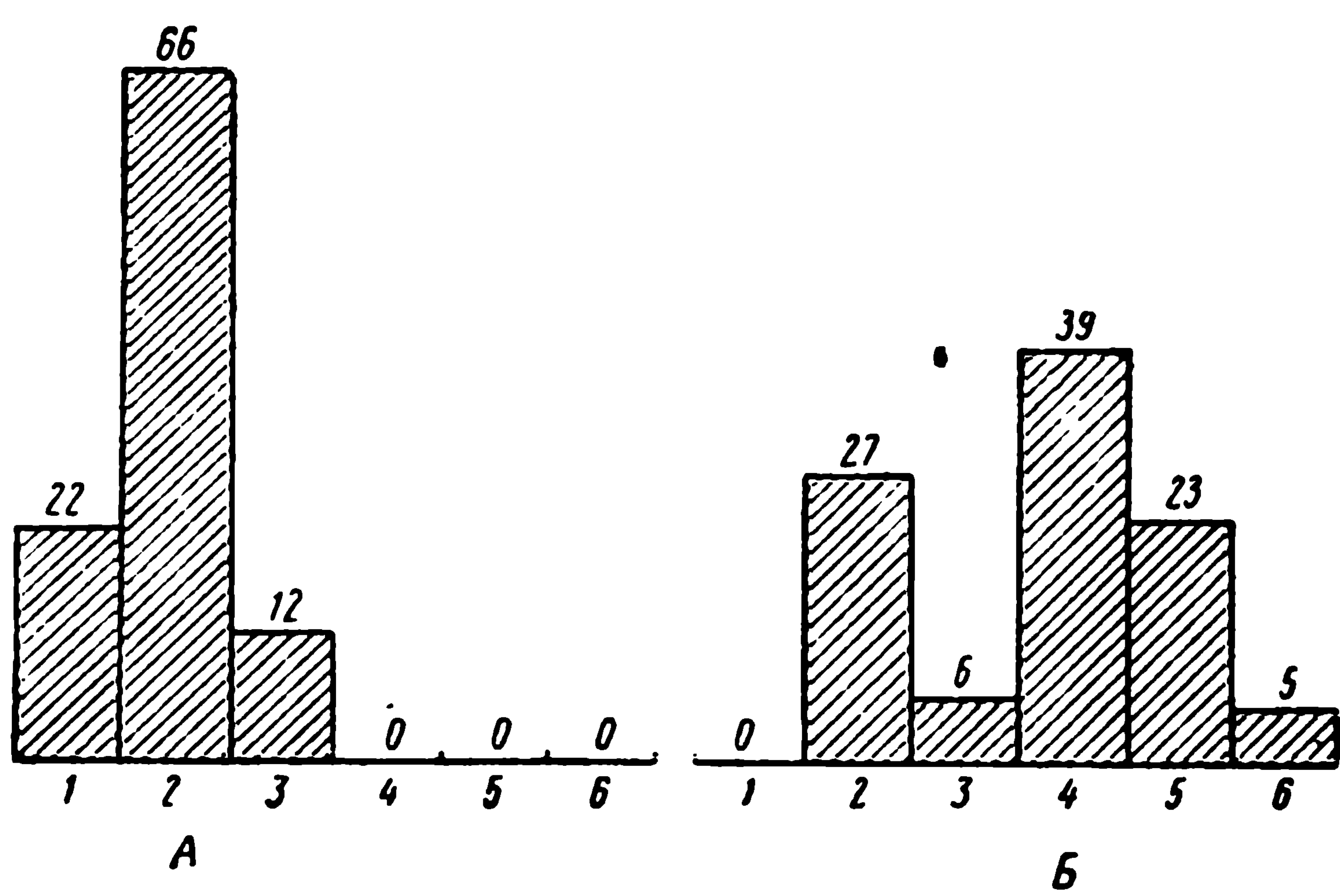


Рис. 18. Биологический спектр двух лесов (по Раункнеру). *А* — дождевой лес; *Б* — лес с опадающей листвой:

1 — эпифиты, *2* — фанерофиты, *3* — хамефиты, *4* — гемикриптофиты, *5* — геофиты, *6* — терофиты; цифры над столбцами — проценты

ТАБЛИЦА 1

Биологический спектр для двух районов земного шара (по Раункиеру, 1937)

Жизненная форма	% данной жизненной формы	
	Дания; из 1084 видов	Два острова Вест-Индии; из 904 видов
Мегафанерофиты и мезофанерофиты	1	5
Микрофанерофиты	3	23
Нанофанерофиты	3	30
Эпифиты	0	1
Стеблевые суккуленты	0	2
Хамефиты	3	12
Гемикриптофиты	50	9
Геофиты	11	3
Гидрофиты и гелофиты	11	1
Терофиты	18	14

На основе приведенных данных Раункиер называет климат Дании климатом гемикриптофитов, а климат островов Вест-Индии — климатом микрофанерофитов и нанофанерофитов.

В качестве эталона для сравнения вычисляют так называемый нормальный биологический спектр. Для этого из списка растений земного шара берут без выбора значительное количество видов, например 1000, а затем определяют, к каким жизненным формам относятся эти виды. По Раункиеру, нормальный биологический спектр земного шара включает 43% фанерофитов, 9 — хамефитов, 27 — гемикриптофитов, 4 — геофитов, 1 — гидрофитов, 13 — терофитов и 3% эпифитов.

Система жизненных форм Раункиера получила широкое распространение в геоботанических исследованиях. Однако взгляды Раункиера подверглись серьезной критике (Серебряков, 1962). Отмечались: искусственность группы хамефитов, включающих растения с совершенно различным отношением к климату; необходимость принимать во внимание при выделении жизненных форм действие не только климата, но и почвенно-литологических условий, необходимость учитывать при выделении жизненных форм геологическую историю страны, т. е. изменение ее климатических и почвенных условий по крайней мере с неогена; наконец, необходимость при составлении биологических спектров считаться с воздействием человека на состав флоры (нередко аборигены относятся к одним классам жизненных форм, а пришельцы — к другим, в частности среди заносных растений очень высок процент терофитов).

Однако справедливость этих замечаний не означает, что систему жизненных форм Раункиера, завоевавшую широкую популярность среди фитоценологов и ботанико-географов, следует отвергнуть, но вызывает необходимость в усовершенствовании и самой системы, и принципов построения биологических спектров.

Модификации системы Раункиера были разработаны И. К. Пачоским (1915), Х. Элленбергом и Меллер-Домбуа (Elenberg and Mueller-Dombois, 1967) и др.

На иных принципах построена весьма интересная и удобная для пользования система жизненных форм Г. Н. Высоцкого (1915), усовершенствованная рядом авторов. Г Н. Высоцкий выделял следующие жизненные формы для степных сообществ юга европейской России:

I. Превалиды — все многолетние травы.

1. Осевые: а) стержнекорневые, б) кистекорневые.
2. Дерновые.
3. Ползучие: а) корневищные, б) корнеотпрысковые.
4. Луковичные, клубнелуковичные.

II. Ингредиенты — однолетники.

М. С. Шалыт (1955), использовав эти подразделения, построил значительно более детальную систему жизненных форм степных растений. Все растения делятся им на многолетники и малолетники. В первой группе выделены поликарпики и монокарпики. Сре-

ди поликарпиков намечаются группы деревьев и кустарников, полукустарников и полукустарничков, полутрав, трав. Среди монокарпиков выделяются двулетники и однолетники. Дальнейшая классификация в пределах каждой группы основана на продолжительности вегетации (в группах полутрав, трав и двулетников выделяются длительновегетирующие и коротковегетирующие растения), характере роста (осевые, дернистые и ползучие растения). Наконец, самые дробные подразделения — по строению подземных частей (стержнекорневые, кистекорневые, корневищные, корнеотпрысковые, луковичные и клубнелуковичные). Однолетники делятся на озимые, зимующие и яровые с последующим подразделением по срокам развития (ранневесенние, весенние, летние), строению подземных частей, характеру питания (автотрофные, полупаразиты, паразиты).

Как уже было указано, при анализе состава фитоценозов наибольшее применение имеют системы, построенные на немногих признаках.

ГЛАВА 3
КОЛИЧЕСТВЕННЫЕ СООТНОШЕНИЯ МЕЖДУ ВИДАМИ В ФИТОЦЕНОЗЕ. БИОМАССА И ПРОДУКЦИЯ. ПРОЕКТИВНОЕ ПОКРЫТИЕ

ПРИНЦИПЫ УЧЕТА ОБИЛИЯ ВИДА

Значение вида в жизни фитоценоза определяется принадлежностью к определенной жизненной форме, состоянием популяции и, наконец, его обилием и встречаемостью.

Обилие вида в сообществе (Понятовская, 1964) — его количество, которое может быть выражено различными показателями: числом особей на единицу площади; массой органического вещества, производимой видом; пространством, занимаемым особями вида, и пр.

Соотношение между обилием различных видов в фитоценозе устанавливается в результате приспособления их к совместной жизни, к условиям местообитания, конкурентных отношений. Эти соотношения не отличаются стабильностью. Они меняются в течение сезона, по годам и в процессе многолетнего развития фитоценоза. Кратковременные изменения невелики для фанерофитов и хамефитов, сохраняющих всю систему ветвей или ее значительную часть (полудеревья, полукустарники и полукустарнички) на неблагоприятное время года. У многих гемикриптофитов, ежегодно теряющих бо́льшую часть надземных органов, и у геофитов, у которых частично отмирают и подземные органы, может меняться число развивающихся в разные годы надземных побегов в зависимости от того, какое число почек было заложено растением перед наступлением неблагоприятного периода и какое количество возникающих из этих почек побегов уцелело в течение того же периода. У терофитов количество ежегодно прорастающих семян может год от года сильно меняться, и эти растения в одни годы появляются в массе, а в другие — в небольшом количестве или почти отсутствуют. Кроме того, существуют различия, иногда значительные, в сроках развития надземных органов у особей одного и того же вида в разные годы, у разных особей одного и того же вида в один вегетационный период, а иногда и в сроках развития разных надземных стеблей у одной и той же особи в течение ве-

гетационного периода (имеются в виду растения, относящиеся к жизненным формам гемикриптофитов, геофитов и терофитов). Перечисленные изменения в соотношении обилия видов в фитоценозе будут подробнее рассмотрены в разделе, посвященном динамике фитоценозов, здесь же они упоминаются для того, чтобы обосновать необходимость проводить учет обилия травянистых растений неоднократно в течение сезона, а для получения более точных данных — в течение нескольких лет.

Встречаемость видов, определяемая, как процент пробных площадок, на которых встречен данный вид, от общего числа площадок, заложенных в фитоценозе, выражает суммарный результат учета равномерности распределения вида и его обилия (см. далее).

Существующие методы оценки участия видов в сложении фитоценоза можно разбить на следующие группы.

А. Методы учета обилия видов, т. е. их количества в фитоценозе.

I. Методы абсолютного учета. Обилие данного вида учитывают прямо или косвенно, безотносительно к обилию других видов данного фитоценоза.

а) глазомерные методы учета обилия. Результаты учета выражают в условных баллах, которыми оценивают обилие данного вида.

б) числовые методы учета количества, веса и объема. Результаты учета выражают числом особей или побегов, весом или объемом данного вида.

в) методы косвенного учета. Оценивается не само обилие вида, а какая-либо его особенность, выражаемая количественно. Полученные количественные данные можно затем пересчитать в те или иные показатели обилия. Таковы проективное покрытие вида, наименьшее или среднее расстояние между его экземплярами, площадь, занимаемая особями вида, сумма площадей поперечных сечений стеблей вида или оснований его побегов и т. д.

II. Методы относительного учета. Оценивается соотношение между численностью разных видов, входящих в состав фитоценоза. К числу этих методов относятся: выявление процентного соотношения между видами по численности, массе или объему, определение удельного покрытия, выделение разных классов доминантности видов и т. д.

Б. Методы учета встречаемости.

I. Метод абсолютного учета встречаемости.

II. Метод определения относительной встречаемости.

Учет обилия был бы значительно проще, если бы виды в фитоценозе распределялись равномерно. Однако такое распределение вида — исключение. Значительно чаще встречаемость вида носит групповой или пятнистый характер, что определяется и особенностями самих растений, и условиями существования в различных частях фитоценоза. Вегетативное размножение растений при помощи подземных или надземных побегов и выводковых почек или

луковичек, неравномерное распределение проростков, развивающихся из семян, чередование неодинаково освещенных участков в лесу, взаимное влияние растений разных видов друг на друга — вот некоторые из причин, способствующие неравномерному распределению особей вида в фитоценозе. Таким образом, это распределение зависит от многих факторов, отклоняется в большей или меньшей степени от случайного (при случайном распределении особь имеет одинаковые шансы оказаться в любой точке сообщества) и анализ его очень сложен, а результаты далеко не всегда могут быть выражены математически. При случайном распределении, если численность особей вида много меньше по сравнению с максимально возможной, она определяется так называемым законом Пуассона, а если численность близка к максимально возможной, то ее распределение близко к биномиальному (Плохинский, 1961; Грейг-Смит, 1967). Случай обычного в полевых условиях распределения особей вида — пятна повышенной численности на общем фоне более низкой численности — показан на рис. 19.



Рис. 19. Пятна повышенной численности на фоне общего распределения с более низкой численностью (тип распределения, обычно обнаруживаемый в поле) (по Грейг-Смиту, 1967)

Существуют три способа учета особенностей, характеризующих обилие вида.

1. На пробных площадях большого размера, закладываемых обычно по одной в фитоценозе. Размер пробной площади не может быть меньше так называемой площади выявления фитоценоза, т. е. той наименьшей площади, на которой выражены все существенные признаки и особенности фитоценоза (о методах определения размеров площади выявления см. далее, в главе, посвященной классификации фитоценозов). В тех случаях, когда площадь фитоценоза меньше площади выявления, ее описывают целиком (учет на естественных участках).

2. На многочисленных пробных учетных площадках, закладываемых в пределах пробной площади или всего фитоценоза и представляющих выборку из целого.

3. Без учетных площадок, путем взятия образцов или промеров на площади фитоценоза.

На пробных площадях характеризуют различные структурные особенности фитоценоза, а обилие видов обычно учитывают в бал-

лах и только для крупных растений (деревья в лесу, кустарники в пустыне) подсчитывают число экземпляров.

Заложение пробных площадей с целью общей характеристики фитоценоза широко применяется советскими геоботаниками. Однако за рубежом (например, Грейг-Смит, 1967) этот метод вызывает существенные возражения, сводящиеся к тому, что выбор «наиболее типичного» места для пробной площади всегда субъективен и при этом сравнение фитоценозов подменяется сравнением субъективно выбранных (и, следовательно, не всегда отражающих особенности фитоценоза) участков.

Во втором случае, при закладке множества мелких пробных площадок, применяют три способа выбора мест для этих площадок: сознательно выборочный, систематический и случайный. При сознательно выборочном способе пробные площадки закладываются в местах, представляющихся наблюдателю наиболее типичными. При случайном способе на исследуемой площади фитоценоза намечают систему прямоугольных координат и место заложения каждой пробной площадки определяют как точку пересечения двух линий, перпендикулярных к осям координат, длина которых соответствует парам цифр, полученных из таблицы случайных чисел. Таким образом, место заложения каждой площадки не зависит от мест заложения последующих и предыдущих площадок. Наконец, при систематическом заложении пробных площадок заранее намечаются те принципы, которые будут использованы при равномерном размещении площадок на исследуемой территории фитоценоза: направление рядов площадок и расстояния между ними. При первом способе заложения — сознательно выборочном — оценка не всегда будет объективной, так как заложенные в «избранных» точках пробные площадки в совокупности могут дать величины, далекие от средних. Метод случайного заложения дает наиболее близкие к действительности результаты, однако при значительной дисперсии (сильном разбросе) значений анализируемого признака число закладываемых площадок для получения достоверных данных должно быть очень значительным. Только данные, полученные методом случайного заложения, могут быть обработаны при помощи вариационной статистики, только для этих данных могут быть вычислены среднее квадратическое отклонение, срединная ошибка и другие величины, позволяющие установить их достоверность и их репрезентативность.

Метод систематического заложения площадок, как полагают многие математики, не дает материала для вариационно-статистической обработки. Применение этого метода целесообразно в тех случаях, когда желают определить степень неравномерности распределения исследуемого признака.

Для уменьшения числа площадок, которые приходится закладывать при способе случайного разброса площадок, можно сначала в пределах изучаемого ценоза выделить глазомерно однородные участки различных типов, а затем уже в пределах каждого типа закладывать площадки на основе случайного выбора мест

(Понятовская, 1964). Обработка при этом ведется по типам однородных участков.

Размеры и форма пробных площадок имеют значение для получения данных большей или меньшей точности.

Нередко полагают, что наилучшая форма площадки — квадрат или даже круг, так как эти фигуры имеют наименьшее отношение периметров к площади и, следовательно, так называемый краевой эффект, и ошибки, возникающие на границах при решении вопроса, находится та или иная особь на площадке или вне ее, будут наименьшими по сравнению с прямоугольниками. Однако, как указывает Грейг-Смит (1967), квадрат обычно менее точно, чем любой другой прямоугольник, отражает соотношение разрежений и скоплений вида в фитоценозе. Поэтому следует закладывать прямоугольники, вытянутые поперек основного направления однородных участков фитоценоза. При этом уменьшается величина дисперсии. Однако на очень вытянутых площадках (например, 1×8, 1×10) резко возрастает краевой эффект. Поэтому площадки должны иметь соотношение сторон 1 : 2 — 1 : 4.

Размеры пробных площадок отражаются также на точности полученных результатов. На слишком больших площадках скрадываются различия между участками с разным обилием вида в фитоценозе; при слишком маленьких площадках увеличивается число «пустых» площадок, без данного вида. При распределении вида, отличающемся от случайного (а таково обычное распределение вида в фитоценозе), необходимо очень значительное увеличение числа площадок малых размеров для получения достоверных данных.

Вопрос о числе пробных площадок решается в зависимости от того, насколько разнообразен данный признак обилия в генеральной совокупности, т. е. во всей массе особей вида в фитоценозе. Чем большее разнообразие имеет данный признак в генеральной совокупности, чем более он изменчив, тем больше вероятность, что среднее, полученное из выборки, будет сильно отличаться от средней величины для генеральной совокупности. С другой стороны, чем больше численность выборки, тем больше вероятность, что среднее, полученное при выборке, будет близко к среднему для генеральной совокупности.

Таким образом, ошибка репрезентативности, т. е. ошибка от того, что исследуется не вся генеральная совокупность, а выборка, тем больше, чем больше разнообразие изучаемого признака или изучаемой величины, и тем меньше, чем бо́льшую часть от целого составляет выборка.

Для геоботанических исследований, в которых величина выборки не превышает 5—10% от общего числа особей, а 90—95% остаются неизученными, для расчета ошибки средней арифметической можно пользоваться формулой

$$m = \frac{\sigma}{\sqrt{n}},$$

где m — ошибка средней арифметической, σ — среднее квадратическое отклонение, n — численность выборки, т. е. в данном случае количество проб.

В свою очередь среднее квадратическое отклонение определяется по формуле

$$\sigma = \sqrt{\frac{\Sigma D^2}{n-1}} = \sqrt{\frac{\Sigma (V-M)^2}{n-1}},$$

где $D = V - M$ — центральное отклонение, т. е. разность между каждой величиной V и средней арифметической M, Σ — знак суммы.

При полевых исследованиях бывает очень важно определить величину выборки, т. е. необходимое количество пробных площадок при заданной точности.

Это число

$$n = \frac{N}{N\frac{K^2}{t^2} + 1},$$

где N — число особей в генеральной совокупности, K — показатель точности, равный $\frac{\Delta}{\sigma}$ (Δ — допустимая неточность, σ — среднее квадратическое отклонение), t — показатель вероятности того, что данная величина неточности не будет превышена; $t = \frac{\Delta}{m}$ (Δ — допустимая неточность, m — ошибка средней арифметической).

Если число особей в генеральной совокупности очень велико и может быть принято за бесконечность, формула для определения числа пробных площадок, необходимого для получения заданной точности, может быть значительно упрощена:

$$n = \frac{t^2}{K^2}.$$

В тех случаях, когда исследование в данном фитоценозе проводится впервые и нет материала для определения среднего квадратического отклонения и ошибки средней, то в зависимости от целей исследования можно принять следующие значения показателей точности и вероятности (Плохинский, 1961).

Показатель вероятности того, что заданная степень неточности не будет превышена (t), составляет: для большинства биологических исследований — 1,96, для исследований, поставленных с целью проверки гипотез, — 2,58, для исследований, выводы из которых имеют особую важность, — 3,30.

Показатель точности (K) для первого ориентировочного ознакомления с популяцией — примерно 0,3—0,5, для исследований средней точности — примерно 0,1—0,3 и для исследования повышенной точности — примерно 0,1.

Подставляя соответствующие значения показателей в приведенные выше формулы, получим число пробных площадок, необхо-

димое для получения заданной (ориентировочной, средней и повышенной) точности.

Рассмотрим основные методы определения обилия вида в фитоценозе.

МЕТОДЫ АБСОЛЮТНОГО УЧЕТА

ГЛАЗОМЕРНЫЕ МЕТОДЫ ПРЯМОГО УЧЕТА

Для оценки численности видов применяют различные шкалы. Широко распространена, например, шкала, предложенная О. Друде (Drude, 1913):

soc (socialis) — растения смыкаются надземными частями;
cop3 (copiosae) — растения очень обильны;
cop2 — растения обильны;
cop1 — растения довольно обильны;
sp (sparsae) — растения редки;
sol (solitaries) — растения единичны.

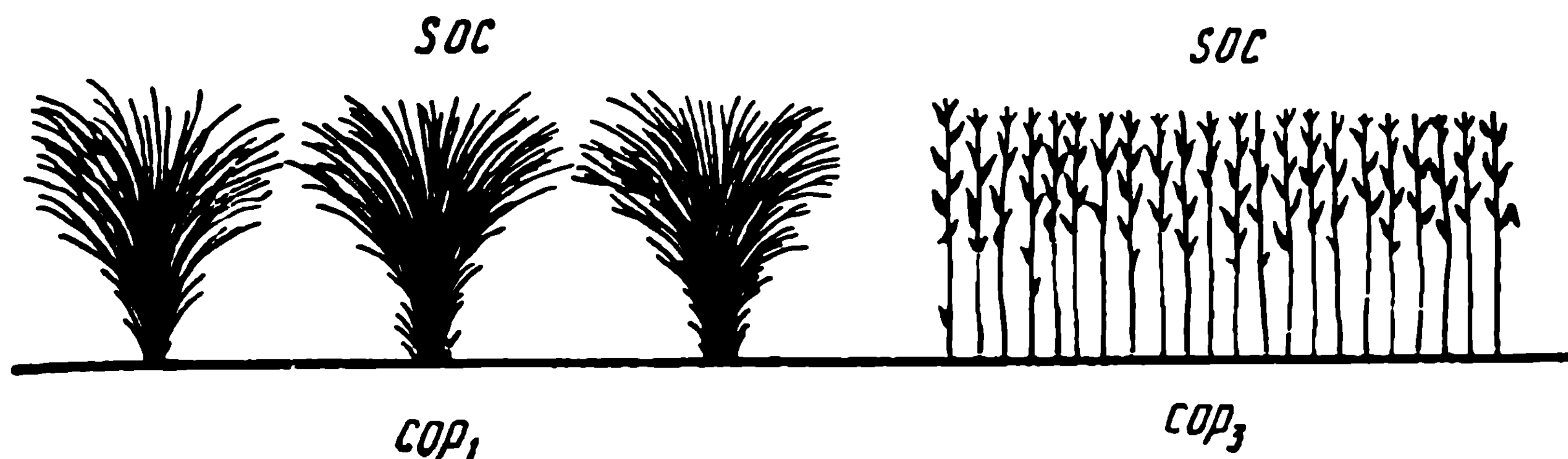


Рис. 20. Схема, показывающая, что значок шкалы Друде soc не может служить указанием на число экземпляров (по Алехину)

Употребление высшей ступени в шкале обилия неверно, так как она, как показал В. В. Алехин (1938), свидетельствует не об обилии, а о покрытии надземных частей растений. Как показывает рис. 20, оценку soc получит и растение, более редко встречающееся, но с широко распростертыми надземными частями. Поэтому этот символ следует применять не в качестве самостоятельной ступени оценки обилия, а лишь как дополнение к обозначениям обилия, показывающее, что растение смыкается надземными частями, например, cop3soc, cop1soc и т. д. При этом шестибалльная шкала Друде превращается в пятибалльную. Для еще более приближенного учета обилия растений используют трехбалльную шкалу Друде: cop — обильно, sp — редко, sol — единично.

Кроме перечисленных ступеней обилия часто употребляют ступень un для растения, встреченного в единственном экземпляре на всей описываемой площади. Некоторые исследователи подразделяли ступень sp на две: sp2 и sp1. А. А. Уранов (1935) выделил из sol ступень rr — очень редкие растения (между sol и un).

Применяют и комбинированные оценки обилия, например sol — sp, cop3 — cop2. Эти оценки означают, что обилие колеблется

от одной ступени до другой, чаще приближаясь к той ступени, которая названа первой.

Можно найти примерные абсолютные оценки числа экземпляров вида, которые соответствуют различным ступеням обилия по Друде (рис. 21). А. А. Уранов считает, что ступеням обилия Друде соответствуют следующие средние наименьшие расстояния между растениями: cop_3 — не более 20 *см*, cop_2 — 20—40, cop_1 — 40—100, sp — 100—150, sol — всегда более 150 *см*.

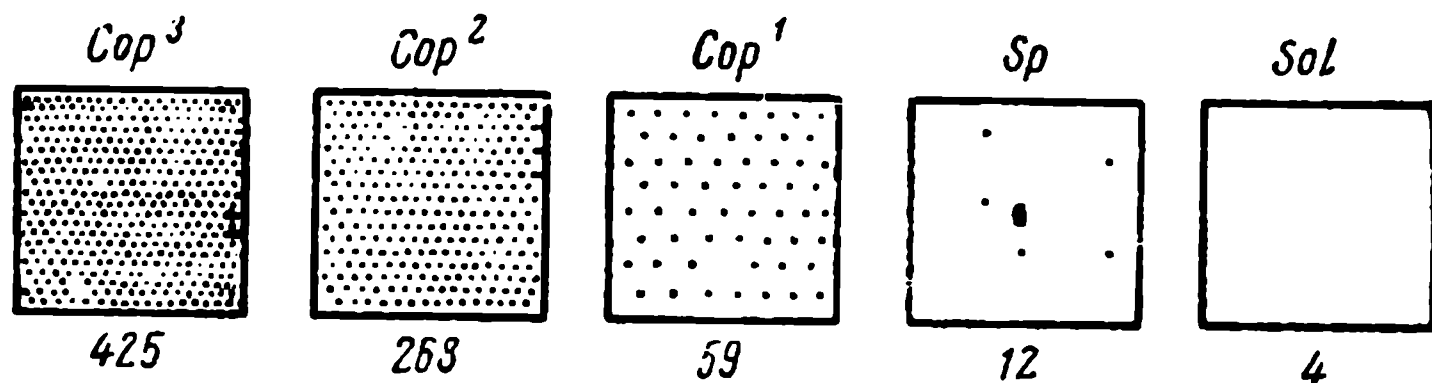


Рис. 21. Сравнительное сопоставление различных ступеней обилия в значках шкалы Друде на площадях по 100 $м^2$; точки представляют отдельные экземпляры, снизу под квадратами написано их число

Не подлежит сомнению, что шкала Друде дает лишь общие грубые безмасштабные, нередко субъективные оценки обилия. Она лишь позволяет разбить растения на несколько групп, различающихся по обилию. К этому следует добавить, что хотя по идее эта шкала должна отражать лишь численность вида, исследователь невольно принимает во внимание и размеры особей, давая более крупным растениям при той же численности более высокие оценки обилия.

Достоинство таких шкал — в малом количестве ступеней. В тех случаях, когда число ступеней равно 10—12 или еще больше, расхождения в отнесении того или иного растения к той или иной ступени обилия могут быть весьма значительными, а при 5 и особенно при 3 ступенях эти расхождения невелики или могут даже отсутствовать.

Поэтому шкала Друде широко применяется при маршрутных исследованиях, столь часто проводимых в СССР, когда более точные, но трудоемкие методы неприменимы.

ЧИСЛОВЫЕ МЕТОДЫ ПРЯМОГО УЧЕТА.

ПОДСЧЕТ КОЛИЧЕСТВА ЭКЗЕМПЛЯРОВ

На первый взгляд наиболее совершенным методом должен быть подсчет количества экземпляров растений, произрастающих на определенной площади. Однако помимо приведенных выше соображений, связанных с тем, что исследователи почти всегда вынуждены ограничиваться взятием выборки, а распределение особей бывает неопределенным, есть и другие обстоятельства, ограничивающие область применения этого метода и его точность.

Экземпляры отдельных видов растений настолько неодинаковы по величине, что играют весьма различную роль в фитоценозе. Достаточно представить себе один экземпляр дуба в сравнении с одним экземпляром подорожника или другого травянистого растения. Экземпляры одного вида также могут заметно варьировать по величине.

Нередко от одного корневища или ползучего корня отходят десятки надземных побегов. Крайний случай представляют, вероятно, многие виды бамбука, надземные побеги которых связаны между собой системой корневищ на значительных площадях, иногда составляющих сотни и тысячи квадратных метров, являясь по существу частями одного экземпляра. В этих случаях, как и во многих других, определить границы одного экземпляра чрезвычайно трудно. Количество экземпляров растений легко определить для однолетников, двулетников и некоторых многолетников (дерновинные злаки, подушковидные растения, стержнекорневые травы, многие деревья и кустарники без вегетативного размножения) Правда, при подсчетах деревьев и кустарников пневого происхождения возможны неточности в случае исчезновения (сгнивания) пня, но к этому времени побеги, возникшие от одного пня, зачастую обособляются и таким образом количество побегов уже соответствует числу экземпляров.

В случаях, когда количество особей определить затруднительно, подсчитывают число надземных побегов.

Подсчет количества особей или побегов полезен для характеристики фитоценозов в тех случаях, когда особи и побеги более или менее сходны по размерам и по особенностям (когда, например, сравнивается между собой число деревьев различных видов, или число однолетников, или количество дерновин разных злаков и т. д.).

Количество экземпляров растений или их побегов подсчитывают на пробных площадках, размеры которых определяются величиной растений, их обилием и равномерностью распределения в пространстве. Они могут колебаться от долей квадратного метра для мелких однолетних растений до сотен квадратных метров для деревьев. Площадки могут закладываться для однократных подсчетов (разовые площадки) и могут существовать длительно для проведения неоднократных подсчетов в течение сезона или ряда лет (постоянные площадки). Учитывают лишь те особи или побеги, основания которых располагаются в пределах площадки.

Для того чтобы при подсчетах численности особей или побегов значение вида в жизни ценоза могло быть оценено более точно, а также для перехода от оценки численности к оценке массы особей вида и запаса полезных для человека веществ, которыми обладает данный вид, дополнительно определяют высоту растений (каждого экземпляра или среднюю), диаметр их стеблей (у деревьев — диаметр ствола на высоте груди), а у дерновинных и подушковидных растений — диаметр дерновин и подушек.

В ряде случаев подсчет количества побегов или особей расте-

ний может быть заменен определением наименьших или средних расстояний между растениями (см. далее «Косвенные методы учета»). Из других характеристик обилия наиболее существенна оценка массы и объема совокупности особей данного вида.

БИОМАССА И ПРОДУКЦИЯ

Основные принципы весовой характеристики ранее всего были разработаны для водных биоценозов. Для учета количества планктонных организмов применяют планктонные сетки, позволяющие собрать планктонные организмы, населяющие столб воды определенного объема. Количество планктонных организмов определяют в счетных камерах под микроскопом; параллельно с подсчетом планктон взвешивают. Для учета количества придонных организмов — бентоса — существуют дночерпатели различных систем, которые захватывают все экземпляры растений и животных, обитающие на определенном участке дна. После сбора образцов учитывают их количество, в частности дают весовую характеристику.

В отношении наземных растений весовая характеристика дается прежде всего тогда, когда в практических или теоретических целях необходимо знать массу (вес) организмов на единицу площади или в единице объема среды.

На практике весовая характеристика чаще всего применяется для фитоценозов с преобладанием травянистых растений, где необходимо знать урожай трав, съедобных для домашних или диких животных, а также в лесах, где вес древесины важен для хозяйственных целей. В последнем случае обычно сначала определяют объем, а затем по объему и удельному весу — вес древесины.

В то же время знание массы всех растений фитоценоза, растений, образующих его структурные части, например ярусы, а также массы особей, образующих популяцию вида, позволяет оценить роль фитоценоза, его структурных частей и отдельных видов в круговороте веществ.

Массу можно оценить тремя величинами. Определяют вес свежей, только что срезанной массы, или воздушно-сухой массы, или абсолютно сухой массы. Наименее надежна (по техническим причинам) первая величина, так как зеленые части растений после срезания очень быстро теряют влагу, и взвешивание, проведенное в разные, хотя и близкие сроки после срезания, дает неточные результаты. Вес воздушно-сухой массы зависит от влажности воздуха и способа высушивания (в тени, на солнце), особенностей места хранения. Наконец, третий метод наиболее надежен, не требует сушки образцов в сушильном шкафу и быстрого взвешивания после сушки, пока образцы не впитали гигроскопическую влагу. В то же время знание сырого веса очень важно для оценки как общего состояния вида или группы видов, так и для оценки привлекательности данного кормового растения для скота, для оценки

влажности древесины деревьев и других практических целей. Без определения сырого веса невозможно определить влажность образцов.

Для изучения подземных частей растений выкапывают почвенную яму. В ее отвесной стене вырезают монолит, подразделяют его на части по слоям (например, 0—10, 10—20, 20—30 *см* и т. д.) или по генетическим горизонтам почвы, отмывают корни при помощи сит и взвешивают в сыром (удалив воду фильтровальной бумагой), воздушно-сухом или абсолютно сухом виде. Чаще узнают общий вес подземных частей. Разбор корней по видам очень трудоемок и в большинстве случаев невыполним, так как методика не разработана.

При оценке массы живого вещества и ее продукции следует использовать понятия, введенные Международной биологической программой (МБП). Хотя эти понятия относятся к биогеоценозу в целом, большая часть их должна быть применена и к отдельным видам, поскольку это помогает учесть долю вида в продукции и биомассе сообщества.

Приведем основные понятия, связанные с массой и продуктивностью растительных организмов («Программа-минимум по определению первичной биологической продуктивности наземных сообществ», 1967).

Общая масса органического вещества (Total organical matter) — живое и мертвое вещество в биогеоценозе (экосистеме).

Биомасса (Biomass) — общее количество органического вещества живых организмов в биогеоценозе, за исключением мертвого вещества, не являющегося частью живых организмов, накопленного к данному моменту. Биомасса биогеоценоза слагается из биомассы популяций видов, образующих этот биогеоценоз, в том числе и растений. Поэтому биомасса того или иного вида отражает его роль в биогеоценозе.

Масса неживого органического вещества (Non living organical matter) — общее количество мертвых органических веществ (опад, подстилка, трупы животных), не являющихся больше частью живых организмов.

Продуктивность (Productivity) — этот термин должен употребляться лишь в самом общем смысле для обозначения свойства растительного сообщества (и отдельных популяций видов) продуцировать органическое вещество. Следует отказаться от использования термина «продуктивность» для обозначения систем величин, характеризующих продукцию растительных сообществ или популяций отдельных видов.

Для обозначения конкретных числовых показателей должен использоваться термин «продукция» веществ (Production) как по отношению к биоценозу в целом, так и по отношению к популяциям отдельных видов. Различают следующие конкретные количественные показатели продукции: общую первичную продукцию ($П_{общ}$), чистую первичную продукцию — прирост ($П_{ч}$), продукцию веществ опада ($П_{оп}$), продукцию вещества, используемую гетеро-

трофными организмами ($П_г$), продукцию вещества, используемую на дыхание и процессы роста автотрофных организмов ($П_д$).

Отношения между этими величинами выражаются формулой

$$П_{общ} = П_ч + П_{оп} + П_г + П_д.$$

Охарактеризуем эти величины.

Общая первичная продукция $П_{общ}$ (Gross primary production) — суммарное увеличение (приращение) фитомассы сообщества (или популяции вида) за единицу времени (год, вегетационный период, сутки) на единицу площади (*га*, *м*^{2}), включая вещество, затраченное на дыхание и процессы роста, а также количество вещества опада и вещества, отчужденного гетеротрофными организмами.

Первичная продукция (Primary production) растительного сообщества и популяций отдельных видов — прирост органической и неорганической массы растительного сообщества и популяций отдельных видов за единицу времени на единицу площади с включением вещества, использованного гетеротрофными организмами, и вещества, выделенного корнями и надземными частями растений, но за вычетом трат на дыхание и процессы роста.

Чистая первичная продукция — неттопродукция (Net primary production) растительного сообщества или популяции вида — фактическое приращение фитомассы (прирост) за определенный промежуток времени на единицу площади, т. е. общая первичная продукция растительного сообщества или популяции вида за вычетом вещества, использованного гетеротрофами, вещества, использованного на дыхание и процессы роста, и веществ, выделенных корнями и надземными органами растений.

Кроме сообщества в целом и популяций отдельных видов эти величины можно определять для структурных частей сообществ, например ярусов, и для групп видов, например видов, относящихся к различным жизненным формам.

Опад — отмершая первичная продукция (Litter fall) — количество органического вещества растений, отмершего в течение определенного времени в надземной и подземной частях сообщества на единицу площади, занимаемой растительным сообществом.

Отпад (Timber fall) — часть опада, обозначающая в лесных сообществах отмершие деревья за определенное время на единицу площади.

Листовой опад (Leaf litter fall) — часть опада, обозначающая опад листьев (хвои), плодов, цветочных чешуй, мелких веточек деревьев и кустарников в лесных сообществах за определенное время на единицу площади (аналог для травянистых степных сообществ — ветошь).

Корнепад (Root fall) — частный случай опада, обозначающий количество отмерших корней и подземных побегов за определенное время на единицу площади.

Подстилка (Litter) — многолетние отложения растительных

остатков на поверхности почвы различной степени минерализации (аналог для степных сообществ — войлок).

Все величины биомассы и продукции выражают в единицах сырого и абсолютно сухого веса (*кг*, *ц*, *т*) и единицах энергии (*кал*) на единицу площади за вычетом и без вычета золы.

Синоним биомассы растений (фитомассы) — запас растительной массы. Нередко говорят о запасе семян, плодов, древесины, зеленой растительной массы и т. д. Кроме абсолютного запаса биомассы в сообществе или в популяции данного вида в хозяйственных целях учитывают (Быков, 1957):

а) общий, или валовой, запас биомассы, ценной в хозяйственном отношении (древесины в лесах, травяной массы на пастбищах и сенокосах и т. д.); б) полезный запас биомассы, ценной в хозяйственном отношении, т. е. ту часть валового запаса, которая может быть использована при данных способах эксплуатации.

Синонимы продукции: производительность, годичный прирост, урожайность.

Кроме перечисленных видов продукции в хозяйственных целях различают:

а) валовую продукцию ценной в хозяйственном отношении биомассы; б) полезную продукцию ценной в хозяйственном отношении биомассы, т. е. часть валовой продукции ценной в хозяйственном отношении биомассы, которая может быть использована при данных способах эксплуатации.

Особенно широко используют определение валового запаса и валовой продукции, а также полезного запаса и полезной продукции в лесном и сенокосно-пастбищном хозяйстве.

Однако биомасса и биологическая продукция популяций отдельных видов и их групп, а также фитоценоза в целом представляют важные показатели использования растительностью факторов местообитания, и, что самое важное, их исследование позволяет оценить роль отдельных видов и фитоценоза в целом в круговороте веществ в природе. Поэтому Международная биологическая программа, в осуществлении которой участвует Советский Союз, предусматривает работы по определению первичной продукции и биомассы как одни из основных.

Сводка данных о биологической продукции различных растительных сообществ дана Л. Е. Родиным и Н. И. Базилевич (1965, см. табл. 2 и рис. 22).

Максимальная фитомасса наблюдается во влажных тропических лесах равнин и гор, а минимальная — на такырах в сообществах водорослей. Весьма значительную фитомассу имеют леса субтропические, леса умеренного пояса, а также травяные тугаи и сообщества мангров. Очень незначительна фитомасса сообществ водорослей на такырах, некоторых типов пустынь и солончаков, а также арктических тундр.

Различают сообщества и по соотношению зеленых частей, многолетних надземных и подземных частей растений. Очень велика роль подземных частей в пустынях и степях. В сообществах, об-

ТАБЛИЦА

Фитомасса, продукция и опад в различных фитоценозах
(по Родину и Базилевич, 1965)

№ по порядку	Наименование растительного сообщества	Фитомасса, ц/га				Продукция, ц/га	Опад, ц/га
		всего	зеленая масса	многолетняя надземная масса	подземная масса		
1	Арктические тундры СССР	50	15		35	(10)	(10)
2	Кустарничковые тундры СССР	280	32	17	231	(25)	(24)
3	Сосняки северной тайги СССР	807	62	567	178	—	33
4	Ельники северной тайги СССР	1000	80	700	220	45	35
5	Ельники средней тайги СССР	2600	160	1850	600	70	50
6	Сосняки южной тайги СССР	2800	140	2024	636	61	55
7	Ельники южной тайги СССР	3300	165	2400	735	85	47
8	Березняки СССР	2200	45	1650	505	120	70
9	Бучины Центральной Европы	3700	50	2700	950	103	90
10	Дубравы СССР	4000	40	3000	960	90	65
11	Луговые степи СССР	250	80	0	170	137	137
12	Умеренно засушливые степи СССР	250	45	0	205	112	112
13	Сухие степи СССР	100	15	0	85	42	42
14	Полукустарничковые пустыни СССР	43	1	4	38	12,2	12
15	Эфемерово-полукустарничковые пустыни СССР	125	18	3	104	95	94
16	Эфемерово-полукустарничковые пустыни Сирии	60	2	23	35	25	24
17	Лишайниково-полукустарничковые пустыни Сирии	9,4	1,3	5,5	2,6	5,1	5,0
18	Субтропические лиственные леса	4100	120	3160	820	245	210
19	Сухие саванны Индии	268	29	126	113	73	72
20	Саванны Ганы	666	83	544	39	(120)	(115)
21	Влажные тропические леса	5000 и выше	400	3700	900	325	250
22	Горные вечнозеленые тропические леса Бразилии	17241	906	13060	3275	—	—
23	Сфагновые лесные болота СССР	370	151	179	40	34	25
24	Остепненные солонцеватые луга	306	26	0	280	119	119
25	Черносаксаульники	538	10	41	487	120	103
26	Солончаки пустыни	16	2	4	10	6,1	6
27	Сообщества водорослей на такырах	1,1	0,1	0	1,0	1,1	1,1
28	Травяные тугаи	1100	600	0	500	765	765
29	Мангровые заросли Америки	1273	78	551	644	93	—

Примечание: числа в скобках — ориентировочные данные, рассчитанные авторами.

разованных травами, все надземные части однолетние. Отношение продукции к биомассе также варьирует весьма значительно: если в лесах оно составляет лишь $^1/_{50}$—$^1/_{30}$, то в степях и пустынях оно приближается к $^1/_2$—$^1/_3$. Опад то равен или почти равен продукции (многие пустынные и степные сообщества, а также травяные тугаи, сообщества такыров), то составляет $^1/_2$—$^2/_3$ продукции.

Как указывают Л. Е. Родин и Н. И. Базилевич, фитоценозы разных географических зон различаются не только по фитомассе и продукции, но и по химизму фитомассы. Дело в том, что разные виды растений накапливают различные химические элементы, что оказывает существенное влияние на круговорот вещества.

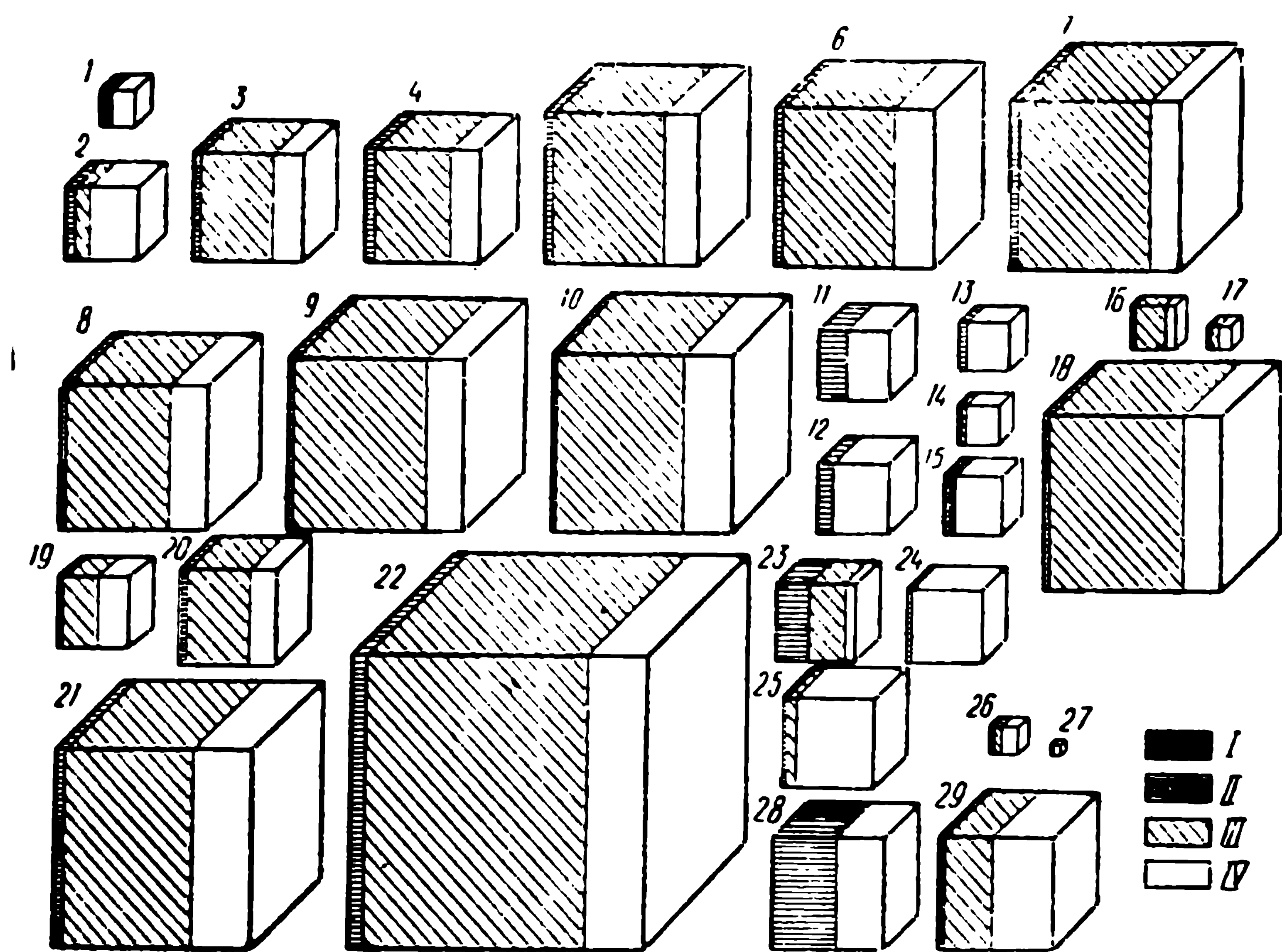


Рис. 22. Биомасса в различных фитоценозах (по Родину и Базилевич, 1965). Условные знаки: *I* — вся надземная масса, *II* — зеленая масса, *III* — многолетняя надземная масса, *IV* — подземная масса. Номера у обозначений отдельных фитоценозов соответствуют их номерам в табл. 2, в тексте

В. Б. Сочава, В. В. Липатова и А. А. Горшкова (1962) указывают на существенный недостаток методики определения продукции травяного покрова. Обычный метод заключается в том, что, получая данные по урожаю трав в течение сезона, для оценки продукции данной ассоциации принимают массу максимального укоса, что дает заниженные результаты, поскольку к моменту взятия максимального укоса одни виды уже закончили, другие — заканчивают развитие, третьи — еще не развили максимальной фито-

массы. Поэтому авторы предложили метод учета полной продукции травостоя, состоящий в следующем. В ассоциации (авторы исследовали травостой в приамурских дубравах и даурских степях) закладывается «модель ассоциации» площадью 10 $м^2$ в наиболее типичном для данной ассоциации участке. На этой модели подсчитывают число стеблей всех растений. Затем вне «модели» с трехкратной повторностью ежедекадно проводят укосы на площадках в 1 $м^2$. Если на этих площадках в какой-либо срок того или иного вида, имеющегося на «модели», нет, то он добирается вне укосных площадок в том количестве экземпляров, в каком представлен на модельном участке. Укосы берут по видам и вычисляют средний размер стебля каждого вида.

Для каждого вида выясняют максимальную среднюю массу и суммируют максимальную массу различных видов, представленных на «модельном участке». В результате, как показывают приводимые авторами данные, для широкотравно-леспедецевой дубравы вычисленная таким образом полная продукция превышает максимальную подекадную продукцию, полученную путем подекадных подсчетов массы травостоя на модельном участке, на 26—51% в разные годы, а в дерновиннозлаково-пижмовой степи — на 28—30%. Этот метод, однако, имеет тот недостаток, что выбор модельного участка всегда субъективен. Поэтому авторы вместо эмпирической модели предлагают вычисленный эталон ассоциации. На основе ежедекадного пересчета на трех площадках по 1 $м^2$ всех экземпляров вычисляют среднее количественное соотношение между видами на 1 $м^2$ ассоциации, которое и принимают за типичное для ассоциации. На него и пересчитывают продукцию, так же как это делалось по отношению к эмпирической модели. Сравнение данных показало в одни годы полное сходство, в другие — значительные расхождения. Несомненно, метод вычисленного эталона ассоциации следует предпочесть методу эмпирической модели.

Для несомкнутых травостоев Л. Г. Раменский (1938) предложил бесплощадочный метод модельных растений. Отбирают средние по величине экземпляры исследуемых растений, взвешивают их, подсчитывают количество экземпляров этого вида, приходящегося на единицу площади, вес умножают на количество экземпляров и получают общий вес данного растения на единицу площади.

При исследовании растительной массы, получаемой на сенокосах и пастбищах, приходится учитывать: общий характер фитоценоза, его абсолютную продукцию и абсолютный запас растительной массы; ботанический состав фитоценоза, в частности количество растений, хуже и лучше поедаемых скотом, а также растений непоедаемых и ядовитых; сроки использования угодья, характер использования угодья (способ выкашивания, способ выпаса), вид выпасаемого животного. Для этого необходимо производить разбор по видам с целью выявления ядовитых и малосъедобных растений, учитывать высоту, на которой срезается косилкой или под-

рызается разными видами скота то или иное растение; вести наблюдения над приростом трав после скашивания или поедания их в различные сроки; определять наилучшие сроки выпаса, а также допустимую нагрузку скота и пр.

Образцы растительной массы берут с пробных площадок размером 0,25 или 1 $м^2$ при помощи укосных ножниц, которыми растения срезают как можно ближе к поверхности почвы. Однако образец, взятый таким способом, не будет вполне соответствовать тому количеству корма, которое было бы добыто на данной площадке при покосе или выпасе.

При выкашивании в полученную величину растительной массы следует ввести поправки (Ларин, 1933): на недостаточную величину учетной площади, на время скашивания, прибавку на отаву, поправку на высоту скашивания, на потери от неполноты скашивания косой или косилкой, на потери при сгребании, стоговании и скирдовании сена, на потери от порчи сена в скирдах и стогах, на потери при перевозке сена к скотному двору и потери при кормлении животных. Таким образом, до скота доходит лишь 45—50% от наземной растительной массы, имеющейся на сенокосах.

Сходные поправки следует вводить и при выпасе. При этом три первые поправки остаются, а четвертую заменяют поправкой на высоту скусывания трав животными. Кроме того, вводят поправки на затаптывание и загрязнение растений экскрементами животных, на процент поедаемых частей от валового веса каждого вида растений, на несъедобные растения и др.

Для характеристики каждого типа сенокоса и пастбища достаточно 15—20 пробных площадок, а в наиболее сложных травостоях — 30 на каждом участке.

Образцы корма подвергают биохимическому анализу в связи с тем, что количество питательных веществ в растениях и растительная масса достигают максимума часто не в одно время. При биохимическом анализе учитывают содержание в растениях воды (влажность образца), золы, протеина, белков, жиров, клетчатки, безазотистых экстрактивных веществ. Очень существенно содержание переваримого протеина. На основе содержания различных веществ по таблицам вычисляют количество так называемых кормовых единиц, находящихся в центнере растительной массы. Чем большее количество кормовых единиц содержит растительная масса, тем больше питательность данного травостоя и данного вида растений.

Для точного определения качества сена необходимо брать укосы по видам. Укос (Браун, 1957) разделяют на виды и взвешивают массу каждого вида. Чаще всего разбор производят после взвешивания травы во влажном состоянии и, высушивая каждый отобранный вид до воздушно-сухого или абсолютно сухого веса, взвешивают каждый вид отдельно, получая вес сухого сена. В тех случаях, когда хотят узнать влажность растений каждого вида, разбор укоса по видам делают на влажной фильтровальной бума-

ге и взвешивают каждый вид отдельно во влажном состоянии, а после высушивания — в сухом.

При разборе укоса по видам остается остаток из мелких, трудно разбираемых частей, составляющий иногда до 5—10% от общего веса укоса. Д. Браун (1957) рекомендует остаток не разбирать, а определять в нем содержание каждого вида на глаз по десятибалльной шкале, а потом, взвесив остаток, прикинуть, какой примерно вес приходится на долю каждого вида, и этот вес прибавить к весу разобранной части каждого вида.

Если позволяет время, то в полевых условиях целесообразно срезать травостой по видам. Этот метод весьма трудоемок и делает невозможным или по крайней мере неточным, определение веса сырой растительной массы (по мере взятия укоса растения подсыхают), но дает возможность подсчитывать при срезании количество особей или побегов, избавляет от последующего разбора и дает более надежные результаты. Общая затрата времени на это оказывается меньшей, чем при последующем разборе укосов по видам.

После разбора по видам и взвешивания укоса виды объединяют в хозяйственные группы (см. гл. 2).

Существуют упрощенные методы оценки состава травостоя. Приведем следующий упрощенный способ оценки состава укоса (Ларин, Сосновская, Шляпникова, 1933). Скошенный образец в лаборатории делят на 10 приблизительно равных частей. Долю каждой части оценивают в 10 баллов. Эти 10 баллов распределяют на глаз между видами, входящими в состав данной части. Так как частей 10 и каждая часть оценена в 10 баллов, общее число баллов составляет 100. Поэтому, складывая количество баллов, полученных каждым видом по всем десяти частям образца, получают процентное участие данного вида в травостое. Этот метод дает достаточно точные результаты.

В задачи фитоценолога входит не только определение качества пастбища, но и выяснение его емкости, т. е. способности прокормить какое-то количество скота без ухудшения состояния пастбища. Для расчета емкости нужно знать общую валовую урожайность пастбища, коэффициент его рационального использования, суточную потребность в корме одной головы скота.

Коэффициентом рационального использования называют часть растений, которая может быть стравлена скотом без ущерба для поддержания высокой продуктивности пастбища. Коэффициент рационального использования определяют путем наблюдений и опытных исследований. На пастбище важно определить коэффициент рационального использования так называемых ключевых видов, которые дают поедаемый и питательный корм, встречаются чаще других видов, имеют повышенный коэффициент рационального использования и служат индикаторами утилизации данной площади. При рациональном использовании ключевых растений подчиненные виды, как и растительность в целом, используются, как правило, также рационально.

Коэффициент рационального использования неодинаков для разных видов скота, а также для разных времен года. Он зависит от метеорологических условий, от подверженности почвы эрозии, от рельефа, от расстояния до водопоя, а также от присутствия на пастбище диких животных, питающихся теми же растениями, что и домашние.

Емкость пастбища вычисляют в овце-днях, овце-месяцах, корово-днях, корово-месяцах и т. д. и рассчитывают по формуле

$$Е = \frac{А \times Б \times В}{П},$$

если ее выражают в голово-днях скота, и по формуле

$$Е = \frac{А \times Б \times В}{П \times 30},$$

если ее выражают в голово-месяцах скота.

В этих формулах *Е* — емкость пастбища, *А* — количество растительной массы в период использования пастбища (*кг/га*), *Б* — коэффициент рационального использования, *В* — площадь пастбища (*га*), *П* — суточная потребность в корме одной головы данного вида скота (*кг*).

Качество и количество сена во многом зависят от сроков сенокошения и количества укосов в течение года, от высоты скашивания, применения удобрений, мер улучшения луга (подсев трав, дренаж и пр.) и некоторых других причин. Качество пастбища связано также со сроками его использования, способом выпаса скота (вольный выпас, загонный выпас и т. д.), с видом выпасаемого животного, с нагрузкой на пастбище и т. д. Возможности использования того или иного угодья под пастбище зависят не только от свойств растительного покрова, но и от механического состава почв (на почвах легкого механического состава — пески, супеси — выпас должен осуществляться лишь в очень незначительном объеме и в то время, когда почва наиболее увлажнена или промерзла, в противном случае может начаться эрозия), от степени увлажнения почв. На сильно увлажненных глинистых почвах выпас может привести к образованию кочек и последующему заболачиванию.

Для разработки приемов рационального использования и повышения продукции сенокосов и выпасов проводятся разнообразные исследования.

ОПРЕДЕЛЕНИЕ ОБЪЕМА

Другой метод абсолютной количественной характеристики растений, образующих популяцию вида, — оценка объема растений.

В лесном деле определение объема растений широко применяют для характеристики запаса древесины. Для отдельных древесных пород существуют так называемые массовые таблицы и таблицы сбега, по которым можно определить количество древе-

сины (ее объем), зная средний диаметр ствола на высоте груди (определяемый при помощи особой мерной вилки) и бонитет деревьев в данных условиях среды.

Под бонитетом в лесоведении понимают показатель нормальной производительности данных условий местообитания. Таким показателем должна была бы быть растительная масса всего сообщества, развиваемая в единицу времени, однако эту величину трудно определить. Поэтому в качестве косвенного показателя производительности условий местообитания принимают среднюю высоту стволов господствующих деревьев в определенном возрасте. Обычно выделяют пять классов бонитета: от I, наиболее высокого, до V, наиболее низкого, прибавляя еще два дополнительных класса: I_1 — для деревьев, еще более высоких, чем деревья I класса, и V_1 — для деревьев, еще более низких, чем деревья V класса.

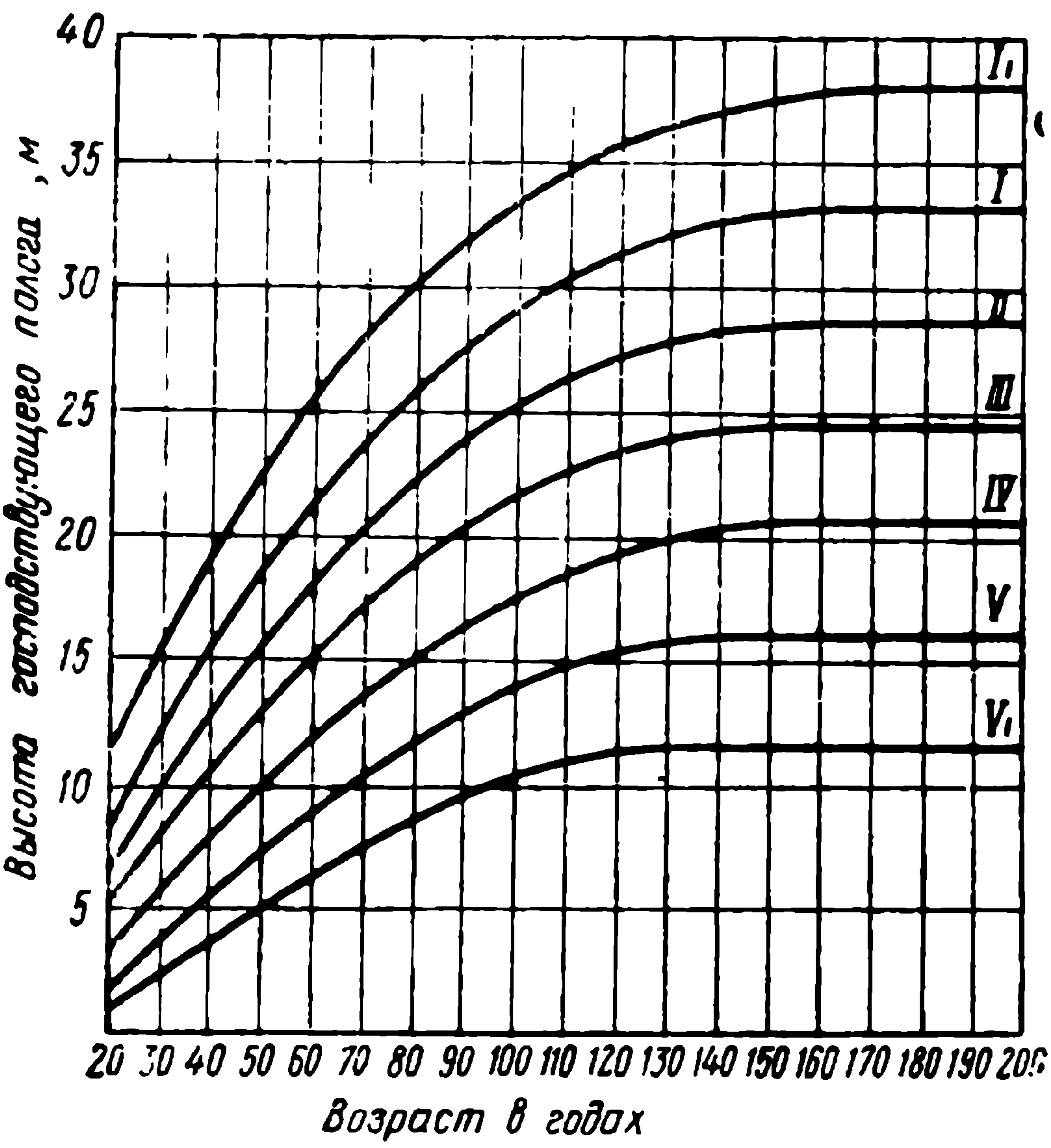


Рис. 23. График для определения класса бонитета по высоте и по возрасту насаждений (по Сукачеву); римские цифры справа — классы бонитета

Бонитет легко определить по таблицам, а также по графикам, зная возраст деревьев и их средний рост (рис. 23).

Объем древесины определяют и другими способами: по формулам, а также по так называемым модельным деревьям, которые срубают и точно определяют их объем.

Объем растений в травянистых фитоценозах впервые определен В. В. Алехиным (1910). Объем травянистых наземных и водных растений, а также подземных частей растений проще всего определять следующим образом. Растения помещаются в пустой градуированный сосуд. Затем в него, также из градуированного сосуда, наливают воду до метки и по разности между емкостью пустого сосуда и количеством влитой в него воды определяют объем, занятый растениями.

Определяя объем надземных частей растений, обитающих на определенной площади (на 1 $м^2$ или 100 $м^2$), одновременно измеряют высоту, до которой поднимаются растения. Умножая высоту на площадь, с которой были собраны растения, получают тот объ-

:м воздушной (или водной) среды, в котором располагаются над-
земные части растений. Вычислив отношение объема надземных
частей растений к объему среды, в которой они располагаются
(в процентах), получают величину, называемую процентом запол-
нения пространства растениями, или удельным объемом (Иль-
инский, 1922).

По нашим наблюдениям (Воронов и Скрябина, 1964), в водо-
емах удельный объем растений составляет: в фитоценозах рдестов
(*Potamogeton lucens* и *P. pectinatus*) — 0,9—1,8%, в сообществах
рогоза (*Typha angustifolia*) в чистых редких зарослях — 2,4. Эта
величина служит косвенным показателем того, насколько полно
растения, образующие данный фитоценоз, используют среду оби-
тания (хотя, несомненно, благодаря ветру растения используют
гораздо больший объем воздуха, чем тот, который вычислен ука-
занным методом).

Аналогично этому определяют процент заполнения пространст-
ва и для подземных частей растений различных фитоценозов.

ОЦЕНКА УРОЖАЯ ПЛОДОВ И СЕМЯН

Особенно существенна оценка урожая семян растений, так как
при этом не только выясняется доля семян в общей продукции, но и
определяется возможность возобновления различных видов, обра-
зующих сообщество.

Как указывает Т. А. Работнов (1960), следует различать сред-
нюю семенную продукцию, т. е. число семян, приходящееся на
одну особь или на один генеративный побег, и урожай семян
(общую семенную продукцию) — число семян, продуцируемых рас-
тением на единицу площади.

Оценивать урожай плодов и семян можно несколькими спосо-
бами (Новиков, 1953): глазомерно, методом модельных деревьев
или модельных экземпляров кустарников и трав, методом учетных
площадок, семеномеров, пробных (модельных) ветвей.

Глазомерный метод учета урожая наиболее прост, но неточен.
При глазомерном учете оценка дается в баллах, но при этом не
принимают во внимание качество плодов и семян. Так, при глазо-
мерном учете шишек не отмечают обилия в них полноценных се-
мян, а урожай шишек не всегда соответствует урожаю семян. Иног-
да при большом урожае шишек наблюдался меньший урожай се-
мян. Например, в Центральном лесном заповеднике в 1936 г. при
количестве шишек ели 16800 на 1 *га* урожай полноценных семян со-
ставлял 4,35 кг на 1 *га*, а в 1937 г. при количестве шишек 31720
на 1 *га* урожай семян составил 2,95 кг. Таким образом, в 1937 г.
при вдвое большем количестве шишек урожай семян был почти в
1,5 раза ниже по сравнению с 1936 г. (Данилов, 1941).

Невзирая на эти недостатки, метод глазомерного учета широ-
ко применяют благодаря простоте и возможности охвата обшир-
ных территорий. Глазомерную оценку урожая деревьев ведут по

шкале, разработанной В. Г. Каппером (1930) и несколько измененной А. Н. Формозовым (1934):

0 — неурожай; плодов или семян нет;

1 — очень плохой урожай; шишки, плоды или семена в небольших количествах на опушках и на единично стоящих деревьях, в насаждении — в ничтожном количестве;

2 — слабый урожай; довольно удовлетворительное и равномерное плодоношение на свободно стоящих деревьях и по опушкам, слабое — в насаждении;

3 средний урожай; довольно значительное плодоношение на опушках и свободно стоящих деревьях и удовлетворительное в средневозрастных и спелых насаждениях;

4 — хороший урожай; обильное плодоношение на свободно стоящих деревьях и по опушкам и хорошее в средневозрастных и спелых насаждениях;

5 — очень хороший урожай; обильное плодоношение как на свободно стоящих деревьях и по опушкам, так и в средневозрастных и спелых насаждениях.

Эта шкала удобна для учета урожая шишек или плодов ряда видов деревьев и кустарников, образующих заросли с хорошо заметными издали плодами (дуб, арча и др.).

Для оценки урожая ягод в зарослях ягодных кустарников приведенная шкала видоизменена Г. А. Новиковым (1953) следующим образом:

0 — неурожай; полное отсутствие ягод;

1 — очень плохой урожай; единичные ягоды встречаются на отдельных кустиках, ягоды мелкие, много недоразвитых;

2 — слабый урожай; плодоносят немногие растения, подавляющее большинство растений не имеет ягод;

3 — средний урожай; местами количество ягод значительно, на большинстве участков ягод мало и очень мало, хотя плодоносят почти все растения;

4 — хороший урожай; участки с большим количеством ягод занимают не менее половины встречающихся площадей ягодников в остальных местах слабый урожай, участки с неурожаем редки;

5 — очень хороший урожай; повсеместное обильное плодоношение.

Для некоторых пород возможна аэровизуальная оценка урожая в баллах (Корчагин, 1961).

Если предварительно для каждого балла, характеризующего величину плодоношения, определить соответствующее числовое выражение (количество или вес) обилия семян, то такой глазомерно-статистический, или расчетный, метод дает представление об урожае в абсолютных числах. Следует только иметь в виду, что такая переводная шкала должна составляться отдельно для каждого географического района, для каждой древесной породы, типа или группы типов леса, для каждого класса или близких классов бонитета и т. д.

Более точные методы учета семеношения детально охарактери

ованы Т. А. Работновым и А. А. Корчагиным во 2-м томе «Полевой геоботаники» (Работнов, 1960; Корчагин, 1960).

Для деревьев наиболее точный, но и наиболее трудоемкий метод — пересчет плодов или шишек на деревьях. Шишки и плоды собирают на срубленных или растущих деревьях, в последнем случае применяют различные приспособления для подъема человека на дерево и для срезания плодов и шишек. Пересчет ведут или на всех деревьях пробной площади, что удобно делать на площадях, поступающих в очередную рубку, или на модельных деревьях. Модельные деревья выбирают или по классам Крафта, или по ступеням толщины, или по среднему дереву (размеры среднего для пробной площади дерева вычисляют методами лесной таксации), или по классам обилия шишек или плодов. Наиболее удобен метод выбора модельных деревьев по среднему дереву, так как в этом случае можно ограничиться пятью модельными деревьями. Однако в лесах с разнородным и разновозрастным древостоем он дает менее надежные результаты. Кроме того, по этому методу получается лишь суммарная величина семеношения всего насаждения. Поэтому в разнородных насаждениях лучше выбирать модельные деревья по классам Крафта, что дает более надежные результаты. В этом случае число модельных деревьев на пробной площади должно составлять не менее 10—20 штук. Зная количественные показатели семеношения (число семян, их вес) для модельного дерева, получаем среднюю величину для всех модельных деревьев данного класса, а на основе предварительно определенного числа деревьев каждого класса на пробной площади узнаем урожай семян на пробной площади.

Мало отличается от метода модельных деревьев, но значительно проще метод сбора и подсчета плодов и семян с невысоких кустов и трав. При этом в луговых сообществах для получения результатов с ошибкой, не превышающей 10—15%, следует брать не менее 100 экземпляров растений. Размеры пробной площади рассчитываются так, чтобы на ней умещалось не менее 100 генеративных особей данного вида. Следовательно, размеры пробных площадей для разных видов должны быть неодинаковы: чем реже встречается вид, тем больше должна быть пробная площадь. Но при изучении общей продукции сообщества невозможно ориентироваться на малообильные виды, так как при этом площадь учета была бы очень велика. Поэтому на глаз определяют величину площади, достаточной для определения продукции основных видов сообщества (имеющих обилие не ниже sp, по Друде), которая обычно составляет 20—25 $м^2$, а для малообильных видов закладывают дополнительные трансекты.

Н. С. Нестеров еще в 1914 г. предложил метод модельных ветвей, в дальнейшем усовершенствованный различными исследователями. При этом с каждого дерева (выбираемого так же, как выбираются модельные деревья, т. е. или по I—III классам Крафта, или по среднему дереву) срезают в период, пока плоды или шишки еще не опали, по 4—5 ветвей с 10—20 деревьев одного

и того же вида (если определение проводят для одного де-
рева, с него срезают 15—20 ветвей длиной 40—70 *см* каждая с
3—4—5-годичными побегами последних лет). Количество годичных
побегов в ветви одной и той же длины варьирует в зависимости от
величины годичного прироста. На срезанных ветвях подсчитывают
все плоды, измеряют длину ветвей (при этом за нижний конец вет-
ви принимают не место среза, а ближайшую к срезу границу меж-
ду двумя годичными приростами). Разделив общее количество пло-
дов на общую (суммарную) длину ветвей, получают количество
плодов, приходящихся на один погонный метр ветвей. Можно так-
же определить количество плодов, приходящихся на один молодой
побег текущего года и процент плодоносящих побегов по отноше-
нию к их общему числу. Ветви следует отбирать всегда с одной и
той же части кроны (у лиственных одиночно стоящих деревьев — с
любой, но удобнее с нижней, в сомкнутых насаждениях — со сред-
ней, у хвойных — из смешанного яруса ветвей, несущего мужские
и женские шишки и расположенного в средней части кроны) и же-
лательно равномерно с четырех сторон.

Этот метод можно использовать и для определения урожаев з
прошлые годы, даже бывших 3—5 лет тому назад, по рубцам, со
хранившимся от опавших плодоножек, и для прогнозирования бу
дущего урожая путем сплошного пересчета всех вегетативных и ге
неративных почек на молодом побеге; в последнем случае опреде
ляют соотношение между количеством женских генеративных по
чек и количеством вегетативных почек на годичных побегах верх
ней части кроны — «коэффициент обилия женских почек».

Метод модельных ветвей, хотя и менее трудоемок, чем мето
модельных деревьев, однако дает возможность оценить величин
семеношения не в абсолютных, а лишь в относительных величина.

Для фитоценологических целей очень важно знать количеств
плодов и семян, приносимых отдельным растением, и количеств
плодов и семян, приходящееся на единицу площади (среднюю пр
дукцию и общую семенную продукцию, или урожайность). Сре,
нюю продукцию подсчитывают в абсолютных величинах на модел
ных деревьях, кустах или травянистых растениях и в относител
ных величинах — на модельных ветвях. Урожайность может бы
подсчитана двумя способами: умножением количества плодов и с
мян на модельных экземплярах растений на число экземпляр
данного вида на единице площади и путем непосредственного по
счета урожая на определенной площади. Такой подсчет особен
удобен для фитоценозов с господством трав и мелких кустарник
При этом собирают все плоды и семена по видам с данной плош
ди (величина которой может колебаться от 0,25—1 до 10—20 *м*²
более в зависимости от типа фитоценоза), раздельно взвешива
и суммируют (как указывалось, для разных видов величина пр
ной площади может быть неодинаковой).

Определение количества семян на поверхности почвы дает ме
шие величины по сравнению с определением урожая непосред
венно на растениях. Часть плодов и семян не осыпается, часть

дается на растениях животными, часть попадает далеко за пределы пробной площади и даже фитоценоза, где произрастают данные виды.

В то же время эти определения дают возможность судить о величине «обсеменения почвы», что очень существенно с точки зрения возможностей возобновления. Для этой цели применяют семеномеры и учетные площадки. Семеномеры представляют металлические или деревянные ящики или имеют вид воронок. Нередко их прикрывают редкой сеткой, чтобы птицы и грызуны не могли похищать семена, а в дне проделывают отверстия для стока воды. Семеномеры устанавливают на почве или на столбиках. Размеры улавливающей поверхности семеномеров: 0,25; 1, реже 4,5 *м*². Окончательно не установлено, сколько семеномеров должно быть на пробной площади для получения надежных результатов. Полагают, что для хозяйственных целей на площади 0,25 *га* следует расставлять 10—25 семеномеров, а для более точных научных исследований — 25—100. Осмотр семеномеров в период плодоношения и выборка из них плодов и семян проводятся раз в несколько дней в зависимости от интенсивности опадения плодов и семян. Плоды и семена разбирают по видам, определяют их число и вес. Данные по каждому семеномеру за период плодоношения подсчитывают отдельно (семеномеры помечаются) и затем вычисляют среднюю величину, делая пересчет на площадь.

Семеномеры особенно удобны для учета плодов и семян, снабженных крылатками, которые свойственны деревьям из семейств березовых, вязовых, липовых и других лиственных пород, а также хвойных деревьев. Для учета тяжелых плодов и семян, падающих с малым отклонением от вертикали, применяют пробные площадки вытянутой или квадратной формы, очищенные от мертвого и живого растительного покрова, располагающиеся при несомкнутости крон деревьев под кронами, а при сомкнутом древостое — равномерно на пробной площади. Для того чтобы семена были более заметны на площадках, поверхность их выбеливают. На площадках, как и в семеномерах, периодически учитывают количество плодов. Следует только иметь в виду, что растаскивать семена и плоды с пробных площадок животным удобнее, чем из семеномеров, поэтому рекомендуется часто осматривать площадки.

Подсчет урожая на пробной площади вычисляют по следующей формуле:

$$P = \frac{Sq}{an},$$

где P — общий урожай на пробной площади; S — размер пробной площади, *м*²; q — количество семян (выраженное их числом или весом), собранное во всех выставленных семеномерах или на всех учетных площадках; a — улавливающая поверхность одного семеномера или площадь одной учетной площадки; n — число взятых семеномеров или учетных площадок.

При учете урожая плодов и семян следует различать первоначальный запас плодов и семян и запас, имеющийся на данный мо-

мент. Первоначальный запас на растениях постепенно уменьшается за счет растаскивания плодов и семян животными и их опадения, а запас на поверхности почвы — за счет растаскивания.

МЕТОДЫ КОСВЕННОГО УЧЕТА

В этом разделе рассматриваются методы оценки проективного покрытия, определение полноты насаждения, расстояния между растениями и размером площади, занимаемой одним экземпляром растения.

ПРОЕКТИВНОЕ ПОКРЫТИЕ

Методы оценки проективного покрытия особенно детально разрабатывались Л. Г Раменским (1929, 1937 и др.).

Величина проекции надземных частей растений служит показателем борьбы растений за свет (поскольку проекция зеленых частей соответствует площади светопользования этих растений), а также за влагу, питательные вещества и пространство. Эта величина показывает роль данного вида в процессе ассимиляции, а следовательно, и в круговороте веществ. Она зависит от ярусного положения растений данного вида, его принадлежности к той или иной жизненной форме, от его жизненности и проч.

Как указывал Л. Г. Раменский, преимущество определения проективного покрытия перед наиболее широко распространенным методом балльных оценок (например, с применением шкалы Друде) заключается в его объективности (при применении сравнительно несложных методических приемов), в возможности проверки и в относительно малой трудоемкости.

При проективном учете оперируют следующими понятиями: проективное покрытие, проективное обилие (в настоящее время этот термин применяется редко), проективная полнота, сомкнутость, ярусное перекрытие, площадь оснований растения.

Термин «проективное покрытие» в фитоценологической литературе применяют обычно в общем смысле: и к отдельным видам растений, и к ярусам сообщества, и к сообществу в целом. При определении проективного покрытия учитывают отношение проекции наземных частей растений (за вычетом просветов между листьями и ветвями, а также проекций цветков и плодов) к общей площади, на которой определялось проективное покрытие. Лишь в тех случаях, когда несомкнутость растительного покрова определяется не его особенностями, а причинами, не зависящими от свойств растительности (например, выходы скал и камни на поверхности почвы) из общей обследованной площади вычитают площадь, занятую скалами, камнями и пр., и оставшуюся площадь принимают за 100% Но когда несомкнутость представляет свойство самого растительного покрова (например, в южных степях, пустынях, на солончаках), за 100% принимается общая площадь.

Проективным покрытием какого-либо растения (его проекцией, проективным обилием) называют площадь, занятую проекциями надземных частей этого растения.

Сомкнутостью называют площадь проекции, ограниченную внешними контурами крон (листвы) растений без учета просветов, имеющихся внутри крон, выраженную в процентах от общей площади.

Проективной полнотой называют площадь, занятую проекциями надземных частей фитоценоза в целом или его отдельных ярусов. Проективная полнота меньше сомкнутости, поскольку при определении проективной полноты всегда учитываются просветы в кронах или в листве растений. Синоним проективной полноты — проективное покрытие фитоценоза или проективное покрытие яруса.

Проективная полнота надземной части всего фитоценоза не представляет простой суммы проективной полноты отдельных ярусов или суммы проективного покрытия отдельных видов растений, так как ярусы и отдельные растения несколько перекрывают друг друга. Поэтому проективная полнота всегда (за исключением резко несомкнутых фитоценозов) меньше этой суммы на величину ярусного перекрытия.

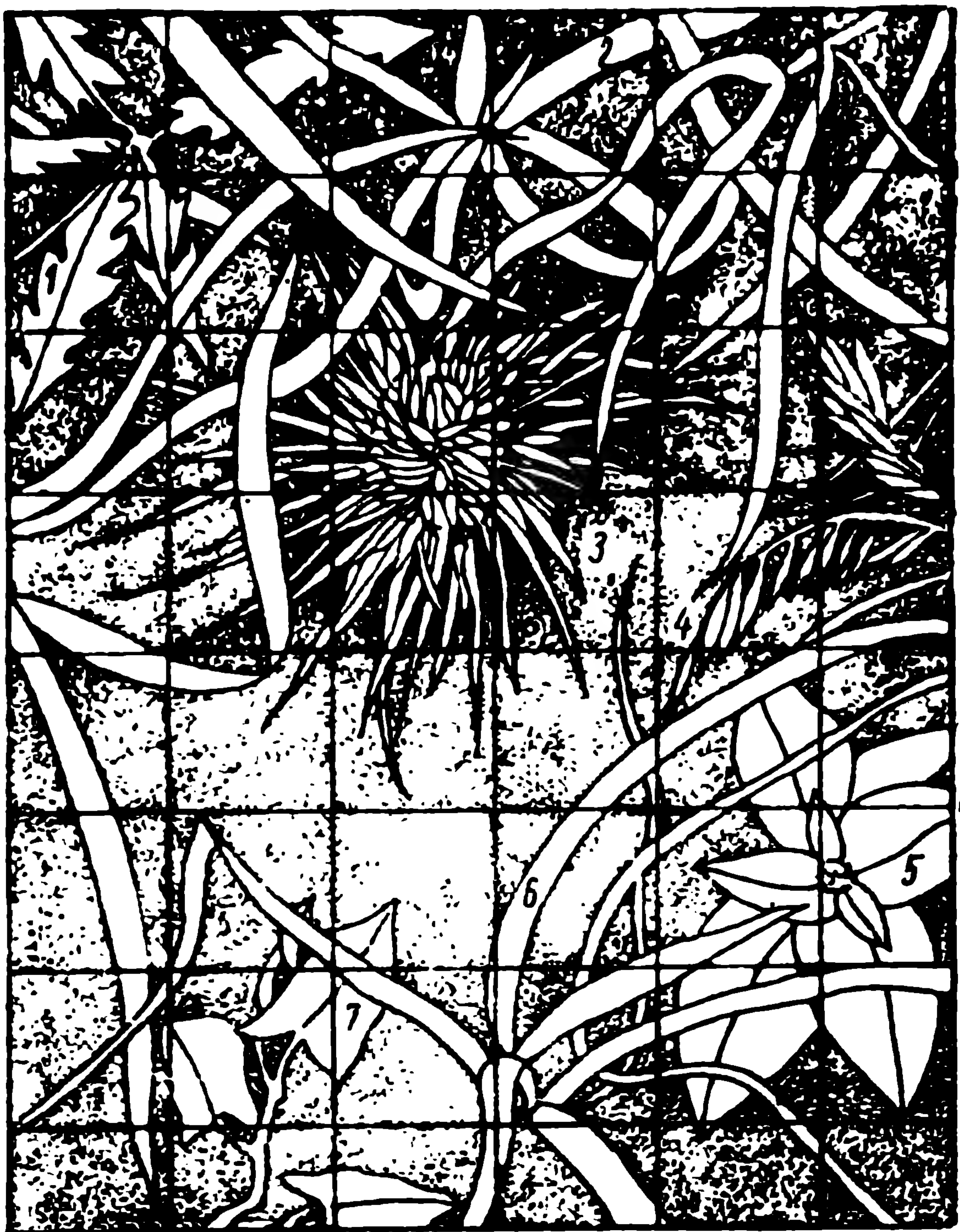


Рис. 24. Различие понятий сомкнутости, проективной полноты, проекции (проективного обилия или проективного покрытия) растений и площади их оснований (по Раменскому). Объяснение в тексте

Ярусным перекрытием называют часть проекций нижнего яруса, которая перекрыта проекциями верхнего яруса. Если слегка раздвинуть побеги верхнего яруса, легко определить полную проекцию нижнего яруса. Вычтя из этой полной проекции ту часть проекции нижнего яруса, которая была видна без раздвигания трав верхнего яруса, получают величину ярусного перекрытия.

Если, например, проекция нижнего яруса равна 13%, а без раздвигания верхнего яруса видно 5%, следовательно, часть ниж-

него яруса, перекрытая верхним ярусом, т. е. ярусное перекрытие верхним ярусом нижнего, составляет 13% — 5% = 8%. Различия между этими понятиями показаны на рис. 24. Сомкнутость фитоценоза, участок которого показан на рисунке, высока: явных прогалин не более 12% от общей площади. Проективная полнота (за вычетом всех промежутков) — 46,5%. Ярусное перекрытие незначительное — 2,5% (злак *2* прикрывает одуванчик *1* и узколистный злак *3*; листья эспарцета *4* прикрыли узкие листья злака справа;

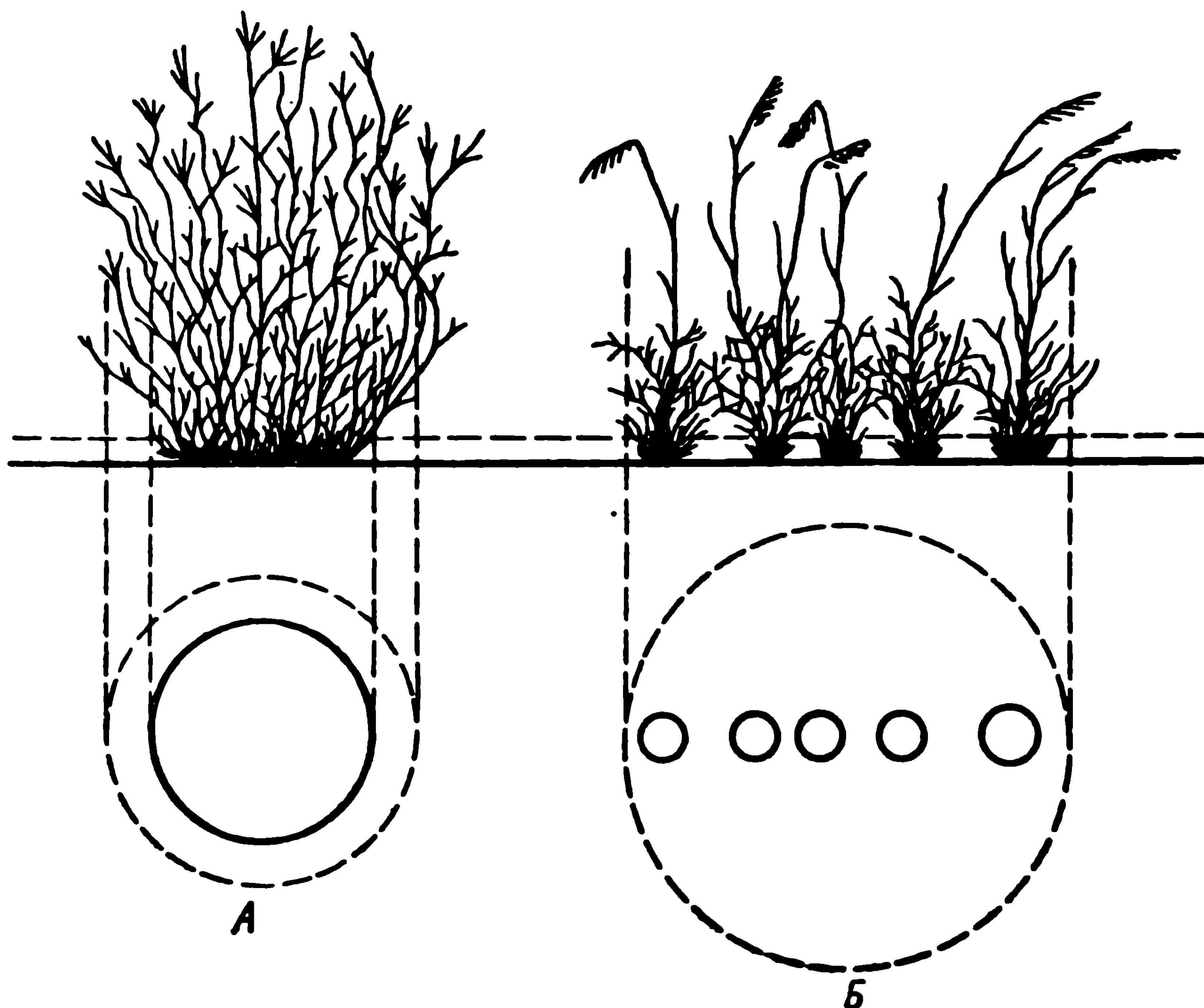


Рис. 25. Площадь основания стеблей и проективное покрытие: *А* — *Aristida purpurea*; *Б* — *Bouteloua gracilis* (по Браун); наружные круги — максимальное покрытие листьями (пунктир), внутренние — основания растений (сплошная линия)

злак *6* прикрыл розетку листьев *5* и вьюнок *7*). Проекции (полные): *1* — 3,9; *2* — 14,9; *3* — 9,4; *4* — 2,6; *5* — 6,3; *6* — 6,3; *7* — 5,6. Очерченные прерывистыми линиями площади оснований растений *1* и *5* ничтожны, значительная площадь оснований только у дерновинки *3*, сумма площадей оснований составляет 1,8% от площади учета.»

Площадь оснований стеблей растений (иногда называется истинным покрытием; этот термин введен Ревердатто, 1935)[1] — одно-

---

[1] Этот термин нельзя признать удачным. Как указывает Л. Г. Раменский (1938), называть истинным покрытием площадь основания стеблей растений — то же самое, что считать тенью от зонтика площадь сечения его рукоятки.

временно показатель обилия растений и их размеров. При прочих равных условиях чем больше площадь оснований стеблей, тем устойчивее почва к эрозии.

При одинаковом проективном покрытии площадь оснований стеблей может очень варьировать. На рис. 25 показано соотношение проективного покрытия и площади оснований стеблей двух злаков американской прерии. На рис. 26 приведена горизонтальная

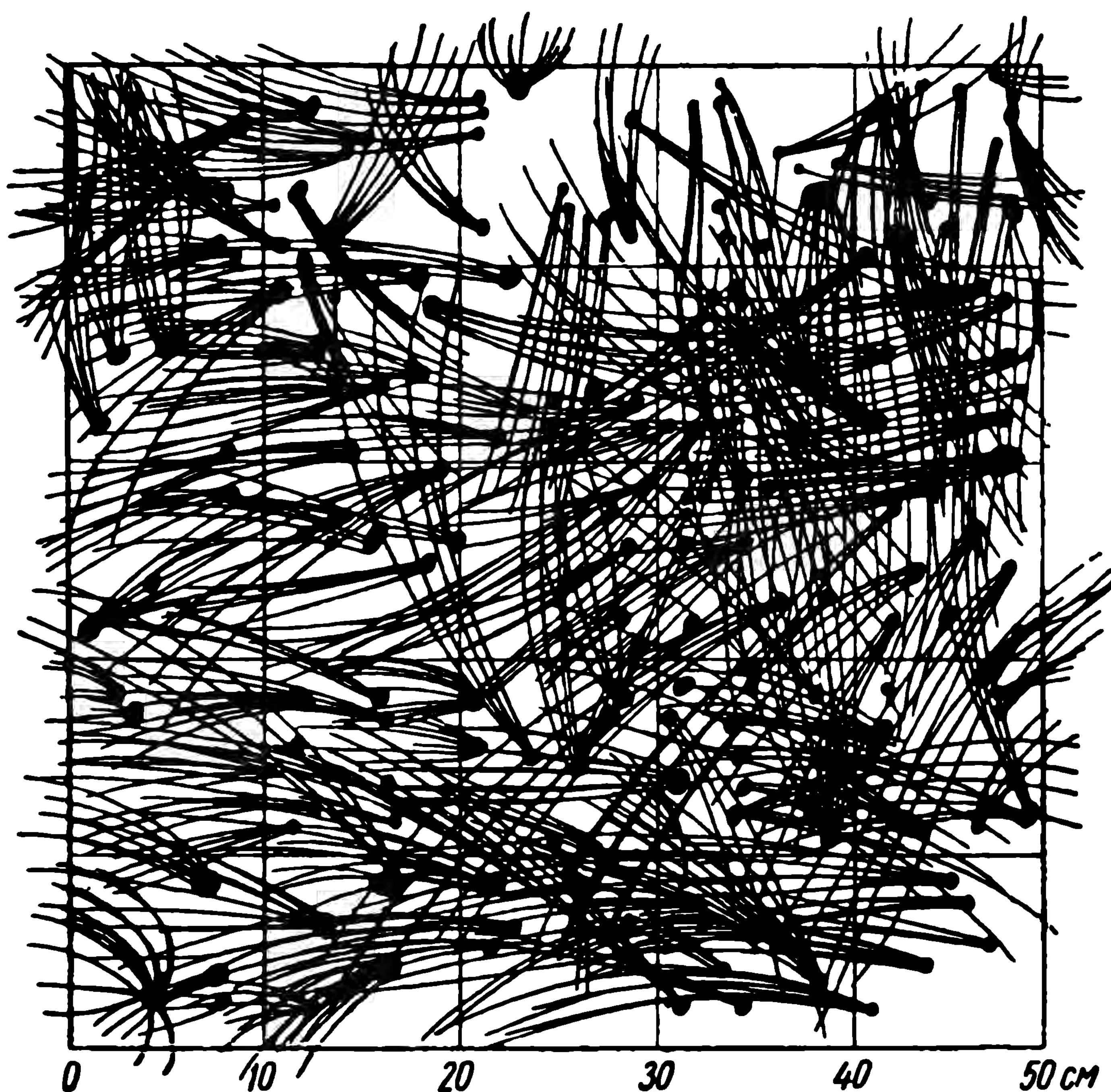


Рис. 26. Горизонтальная проекция травостоя из мятлика узколистного (*Poa angustifolia*) в дубовом степном насаждении, Владимирская агролесомелиоративная опытная станция, Николаевская обл. УССР, июль (по Шалыту)

проекция травостоя из мятлика узколистного в чисто дубовом 30-летнем насаждении в степи, усыхающем из-за чрезмерной густоты массы корней и корневищ, иссушающих почву. Здесь видно резкое различие между площадью округлых оснований пучков побегов и значительно бо́льшим проективным покрытием.

Для того чтобы проективное покрытие могло быть определено с достаточной точностью (±5% для травостоя в целом, 10—20% для «массовых видов» и более грубо для единичных видов), Л. Г Раменский предложил сеточки (рис. 27) и мерные вилочки (рис. 28). Передвигаясь с место на место и держа сеточку перед

собой, наблюдатель мысленно скучивает проекции и подсчитывает, какое число ячей занято проекциями. Зеркальная сеточка позволяет учитывать снизу вверх проекции крон деревьев или проективное покрытие таких мощных растений, как тростник. Мерные вилочки осторожно заводят в травостой в горизонтальном положении: они позволяют оценить площадь проекции отдельных розеток и латок растений, поскольку площадь, заключенная между отдельными зубцами, соответствует долям процента или процентам общей площади пробы, а площадь вилочки в целом равна проценту или нескольким процентам площади пробы.

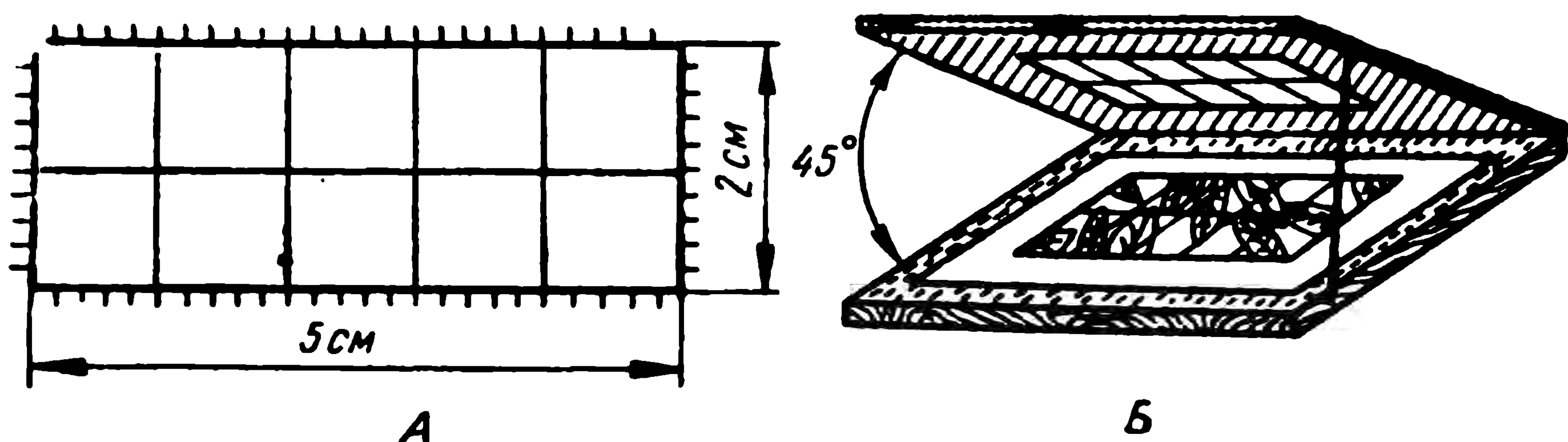


Рис. 27. Сеточка для учета полноты проекций (Раменский, 1938). *А* — оконце малой сеточки в натуральную величину; *Б* — зеркальная сеточка (по Понятовской)

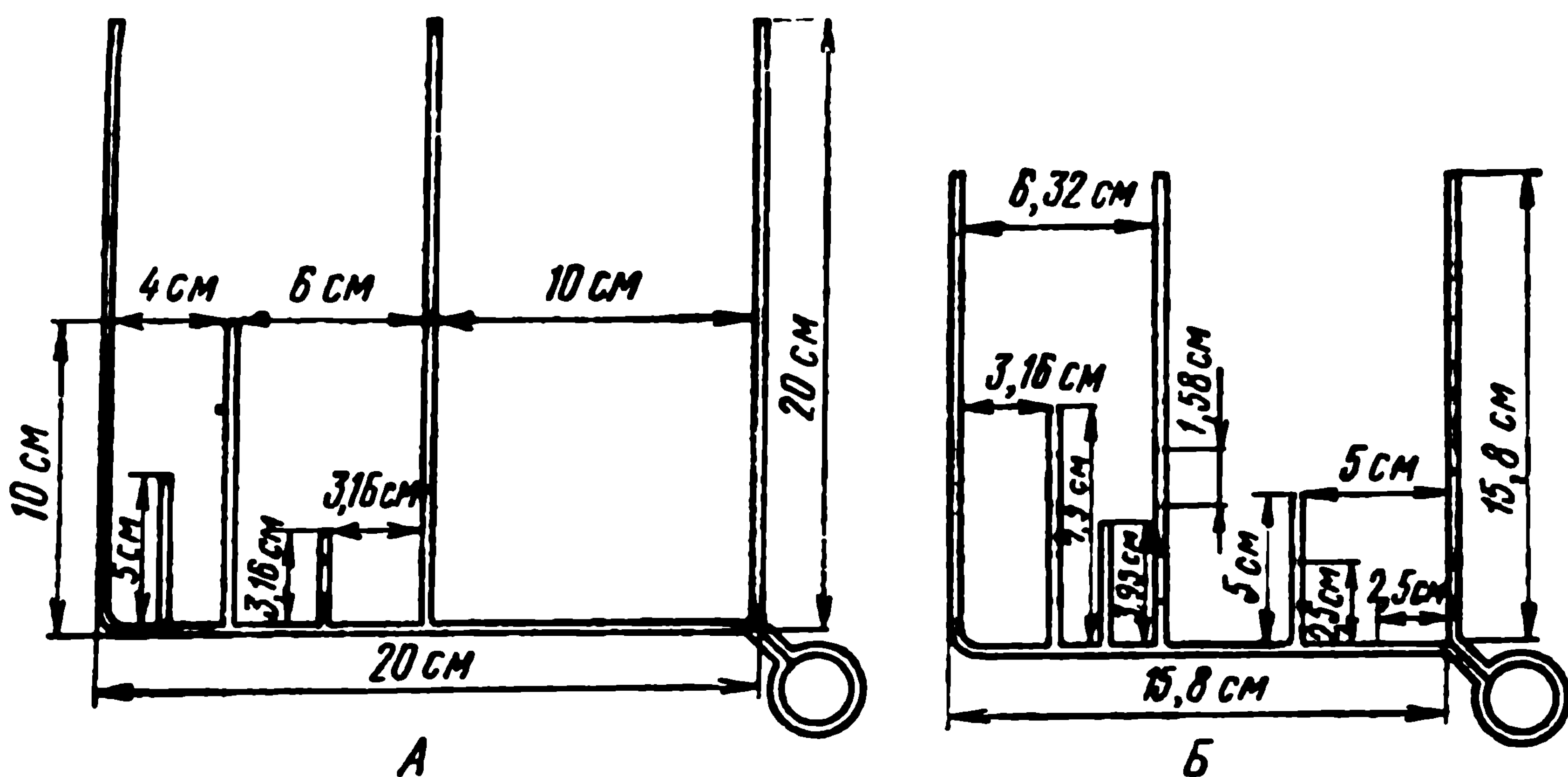


Рис. 28. Масштабные вилочки для учета квадратов размером 100×100 *см* с площадью 4% от 1 *м*² (*А*) и 50×50 *см* с площадью 10% от 0,25 *м*² (*Б*) (Раменский, 1938)

Существуют также стандартные шкалы-эталоны, позволяющие точнее определить проективное покрытие видов.

Л. Г. Раменский рекомендовал обязательно проверять точность определения, суммируя проективное покрытие отдельных видов и выясняя, отличается ли оно и насколько отличается от общего проективного покрытия, определенного в данной ассоциации.

В. Г. Волкова (1965), ссылаясь на работы Роуленда и Гектора в Южной Африке, а также на свои исследования, указывает, что применение фотокамеры для определения проективного покрытия и площадей оснований стеблей заметно ускоряет работу. При этом пластиночную фотокамеру, желательно с короткофокусным объективом, устанавливают на специальном штативе объективом к почве, вместо матовой пластинки вставляют прозрачную с калькой, на которой вырисовывается растительный покров; второй исследователь называет виды. Можно получать и фотографии квадратов. В разреженном травостое картографирование и определение видов отнимают 10—15 *мин*, в более сомкнутом — 16—28 *мин*.

Возможен переход от проективного покрытия отдельных видов к их весовой характеристике или к числу их побегов. Коэффициенты перехода для каждого вида различны и методы пересчета довольно сложны (Браун, 1957; С. Понятовская, 1964; Раменский, 1966).

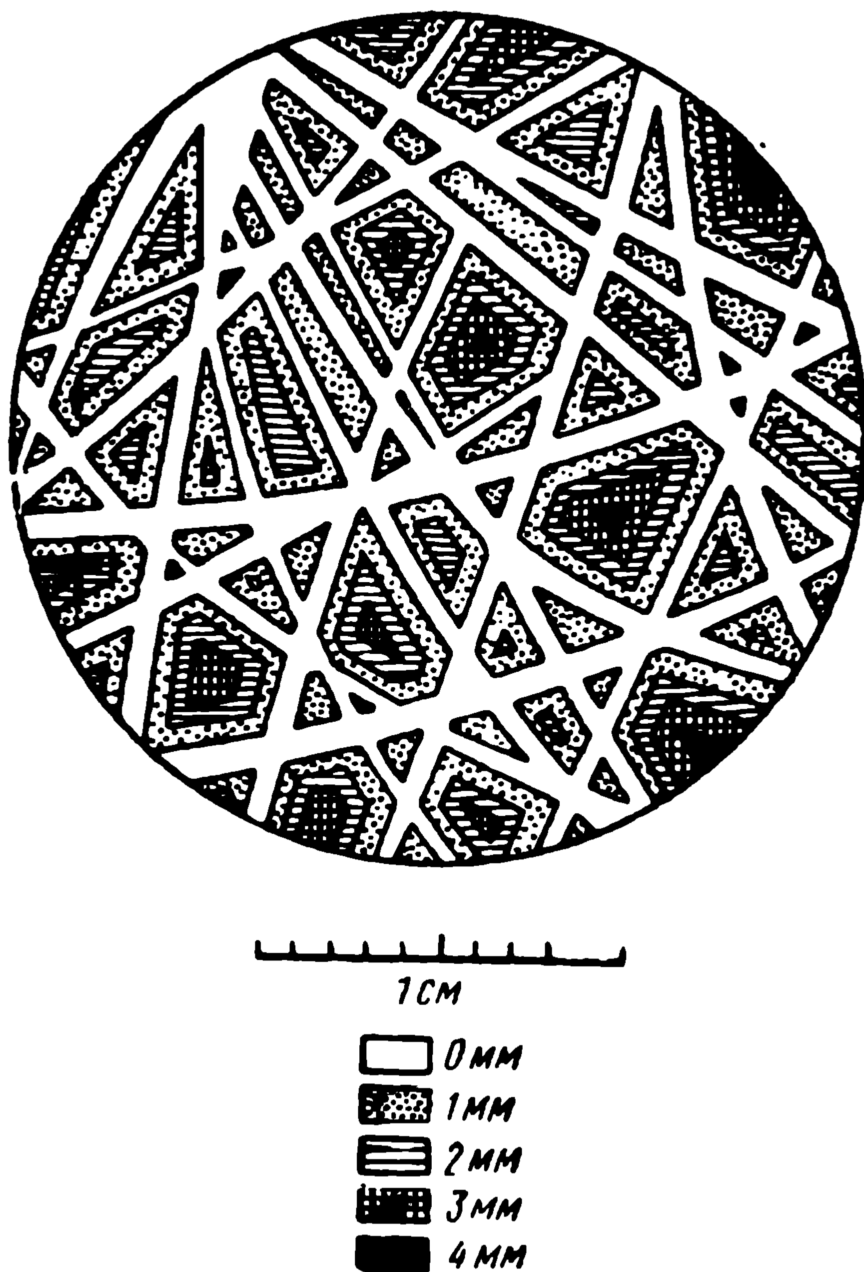


Рис. 29. Проекция части дернины песколюбки (*Ammophila arenaria*) с указанием площадей, над которыми будет наблюдаться контакт игл с диаметрами, указанными на рисунке, с листвой; принимается, что каждая зона включает зоны с менее густой штриховкой

Дальнейшим развитием метода исследования проективного покрытия послужил новозеландский точечный метод (Levy, Madden, 1933), заключающийся в том, что в растительный покров опускают укрепленные на брусе на расстоянии 10 *см* одна от другой 10 игл и учитывают касание каждой иглой или прокалывание ею растений различных видов. Затем прибор передвигают и в новом месте также учитывают проколы и касания. При весьма значительном числе определений процентное отношение проколов и касаний надземных частей какого-либо вида по отношению к общему числу сделанных определений (включая и те, когда игла достигала почвы, не касаясь растений) соответствует проективному покрытию этого вида. П. Грейг-Смит (1967) считает, что происходит завышение данных, полученных этим способом, так как игла имеет диаметр, хотя и ничтожный (рис. 29), а также разбирает другие возможные источники ошибок.

Помимо оценки проективного покрытия в процентах применяют

различные шкалы с балльной оценкой этой величины. Наиболее широко распространена шкала, имеющая десять градаций степени проективного покрытия: 10, 20, 30, 40, 50, 60, 70, 80, 90 и 100%. Глаз человека вполне может определить степень проективного покрытия с точностью до 10%.

Широкое распространение, особенно в скандинавских странах, получила шкала Хульта — Сернандера. Она применяется и в СССР:

5 — степень проективного покрытия от 100 до 50%.

4 — степень проективного покрытия от 50 до 25%.

3 — степень проективного покрытия от 25 до 12,5%.

2 — степень проективного покрытия от 12,5 до 6,25%.

1 — степень проективного покрытия ниже 6,25%.

Первый способ обозначения с десятью ступенями предпочтительнее, так как в этом случае все ступени равноценны.

Широкое применение получила система баллов, разработанная Ж. Браун-Бланке (Braun-Blanquet, 1928, 1964), объединяющая покрытие и обилие растений. При этом меньшие баллы соответствуют различному сочетанию обилия и покрытия, а более высокие баллы соответствуют различным степеням покрытия:

+ — встречается редко; степень покрытия ничтожна;

1 — индивидуумов много, но степень покрытия мала, или особи разрежены, но покрытие большее;

2 — индивидуумов много, степень проективного покрытия не менее $^1/_{10}$, но не более $^1/_4$;

3 — любое количество индивидуумов, степень покрытия $^1/_4$—$^1/_2$;

4 — любое количество индивидуумов, степень покрытия $^1/_2$—$^3/_4$;

5 — степень покрытия более $^3/_4$ площади, число особей любое.

Эта шкала безусловно заслуживает внимания, но советские геоботаники ее почти не применяют.

ПОЛНОТА НАСАЖДЕНИЙ

Полнота насаждения — понятие, широко применяемое в лесоводстве. Ее показатели — сомкнутость крон, выражаемая в десятых долях (0,1; 0,2; 0,3 и т. д., *см.* выше), и сумма площадей поперечного сечения стволов на высоте груди (130 *см* от шейки корня). Второй способ определения полноты более точен (Тимофеев и Дылис, 1953). В этом случае для определения полноты древостоя используют отношение суммы площадей поперечного сечения деревьев к полноте так называемого нормального насаждения, которую узнают из таблиц. Площади сечения полных насаждений вычисляют для каждой древесной породы отдельно в зависимости от возраста и бонитета. Так, например, если для соснового леса в возрасте 70 лет II бонитета в таблице значится полнота 37,2 *м*² на 1 *га*, а в исследуемом нами лесу соответствующего возраста и бонитета сумма поперечных сечений стволов составила 22,8 *м*² на 1 *га*, то полнота окажется равной (округленно до 0,1) 0,6. В лесоводстве

насаждения с полнотой 1,0—0,8 называются высокополнотными, с полнотой 0,7—0,6 среднеполнотными, 0,5—0,4 низкополнотными и 0,3—0,1 — рединами.

ИЗМЕРЕНИЕ РАССТОЯНИЙ МЕЖДУ РАСТЕНИЯМИ

Метод измерения расстояний между растениями в настоящее время находит все большее применение, особенно в работах американских исследователей. П. Грейг-Смит (1967) описал четыре метода измерений (рис. 30). Во всех случаях сначала отбирают в случайном порядке точки, от которых ведут отсчеты:

1. Метод ближайшей особи. Измеряют расстояние от точки учета до ближайшего экземпляра исследуемого вида.

2. Метод ближайшего соседа. Измеряется расстояние от данного экземпляра до его ближайшего соседа, относящегося к тому же виду.

3. Метод случайных пар. Соединяют точку учета с ближайшим к ней экземпляром, проводят через точку учета линию, перпендикулярную к первой. Два образующихся при этом прямых угла называют «углами исключения». Измеряют расстояние от первого экземпляра до ближайшего к нему, лежащего вне «углов исключения».

4. Метод квадрантов с центром в точке. Выделяют четыре квадранта и измеряют расстояние от точки до ближайшего экземпляра в каждом квадранте. При этом ориентацию квадрантов намечают заранее.

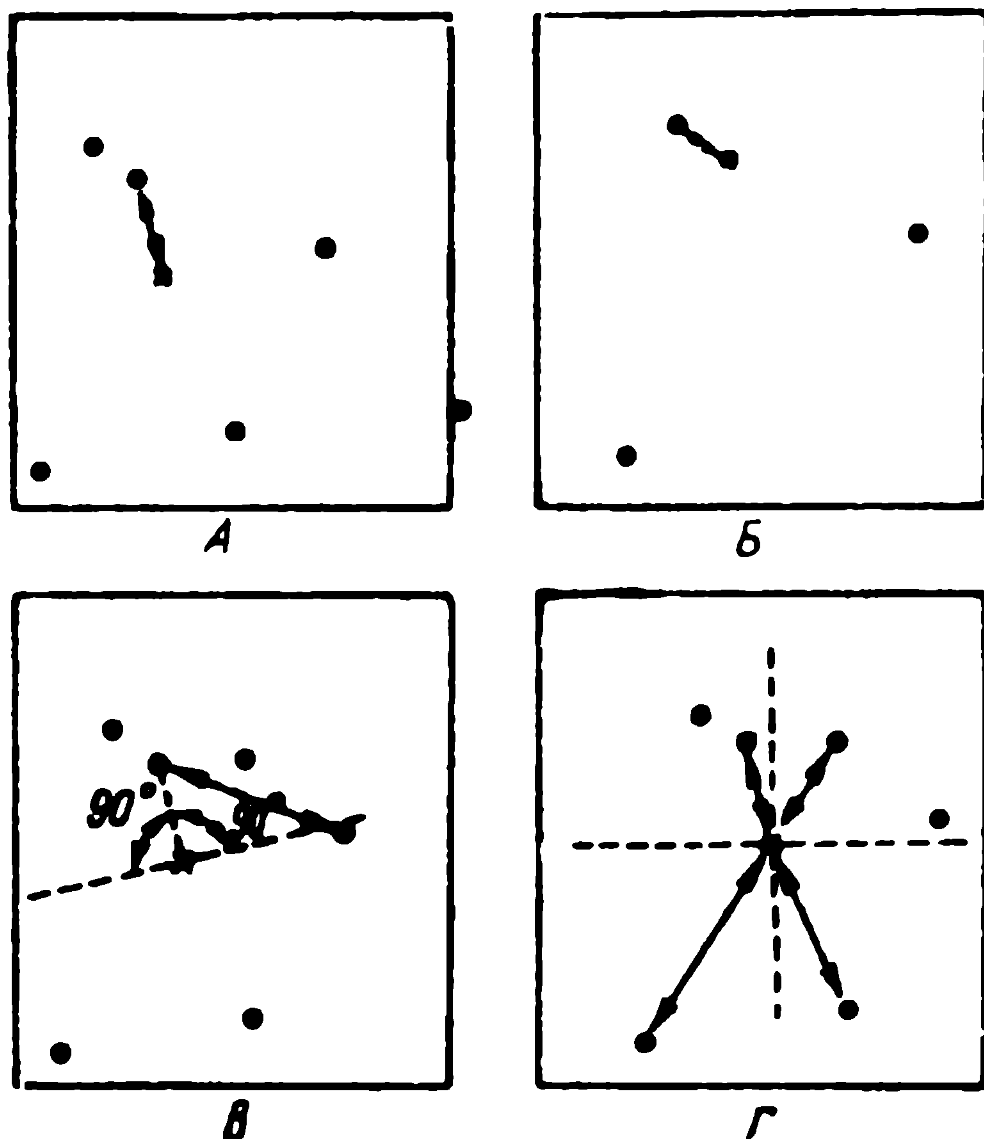


Рис. 30. Схема, иллюстрирующая четыре метода бесплощадочного отбора образцов. *А* — метод ближайшей особи; *Б* — метод ближайшего соседа; *В* — метод случайных пар, *Г* — метод квадрантов с центром в точке учета. Крестик во всех случаях означает точку учета

Близкий способ измерения применяли Г. И. Дохман, А. М. Якшина, О. В. Шахова (1954), Б. Гопкинс и Д. Скеллам (Hopkins, Skellam, 1954). От одного экземпляра растения, который принимается за центр, измеряют расстояние до четырех ближайших экземпляров того же вида (без выделения квадрантов). Такие же измерения повторяют, приняв за центр другой экземпляр того же

вида до тех пор, пока не наберется 100—300 измерений для каждого вида в фитоценозе. Данные промеров, выраженные в сантиметрах, разбивают на классы расстояний (например, от 1 до 9 *см*, от 10 до 19 *см*, от 20 до 29 *см* и т. д.) и результаты изображают в виде кривой (рис. 31). При построении кривой по горизонтальной оси наносят классы расстояний, а по вертикальной — число расстояний между экземплярами данного вида, относящимися к тому или иному классу.

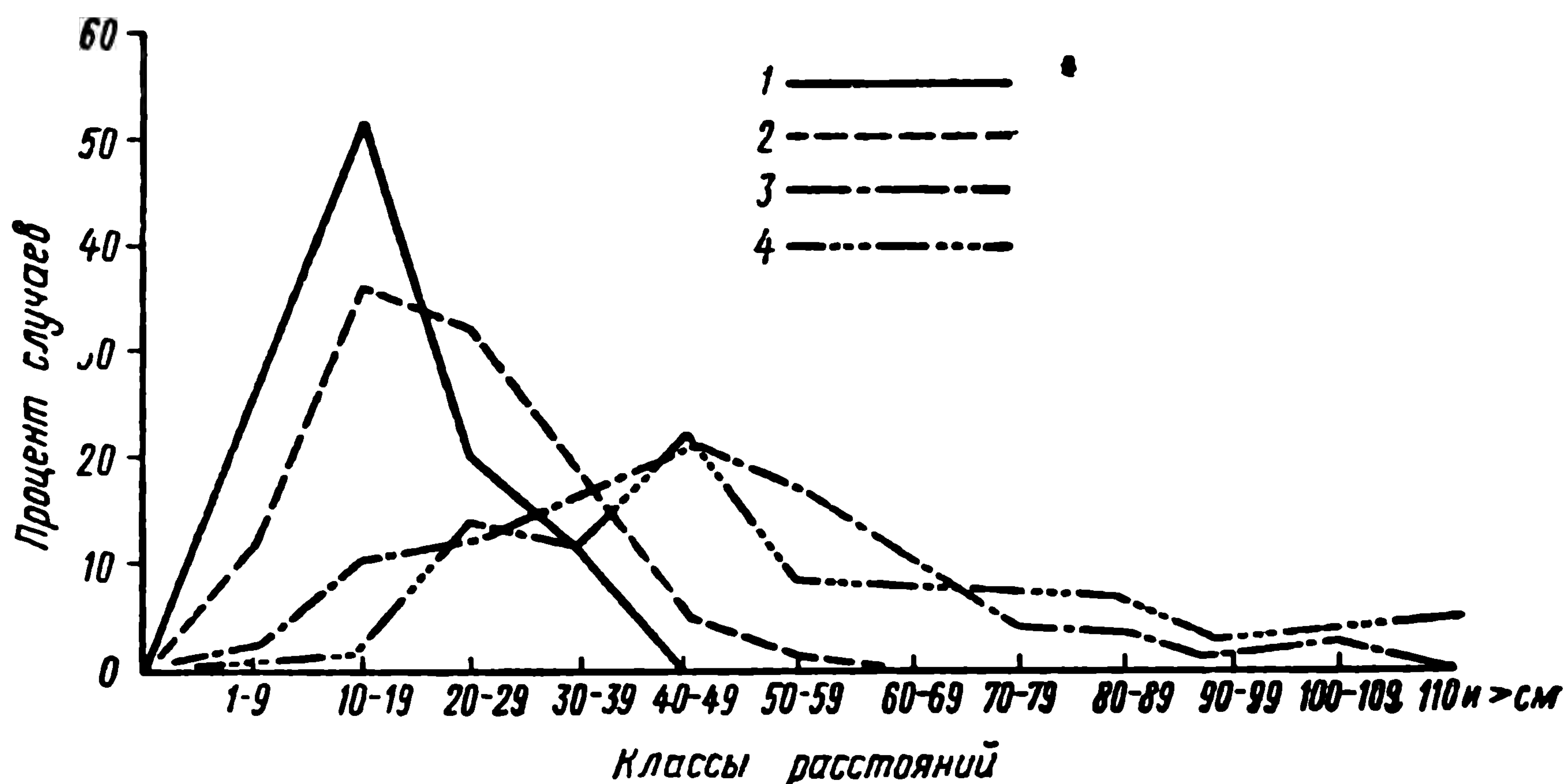


Рис. 31. Характер размещения некоторых растений в ассоциации ковыля Лессинга и типчака (по Дохман, Якшиной, Шаховой):

1 — *Stipa lessingiana*, 2 — *Festuca sulcata*, 3 — *Stipa capillata*, 4 — *Artemisia lercheana*

При этом чем выше обилие вида, тем большее количество его особей находится в первых классах расстояния, чем равномернее вид распределен в фитоценозе, тем меньше растянута его кривая вдоль горизонтальной оси[1].

Д. Экокс (Acocks, 1953) была составлена шкала перевода средних расстояний между экземплярами вида в количество экземпляров этого вида на единицу площади (табл. 3).

Очевидно, подсчет расстояний между экземплярами, или, точнее, между надземными побегами того или иного вида, значительно менее трудоемок, чем подсчет количества побегов этого вида. Поэтому косвенный метод определения расстояний между побегами с успехом может заменить прямой метод подсчета количества побегов.

---

[1] Иногда определяют расстояния между всеми растениями данного вида на площадке; однако этот способ подсчета нельзя отнести к методам бесплощадочного учета, так как он дает среднее расстояние между растениями, а не среднее наименьшее расстояние.

ТАБЛИЦА 3

Соотношение между числом экземпляров и расстоянием между ними

Расст.	Число растений на 1 *га*	Расстояние, *см*	Число растений на 1 *га*
2,5	15 309 485	360,0	738
7,5	1 700 922	450,0	472
11,2	755 965	600,0	266
15,0	425 230	900,0	118
22,5	188 979	1500,0	42
30,0	106 307	2250,0	19
37,5	68 037	3750,0	7
48,0	38 270	6000,0	2
60,0	26 576	9000,0 и более	1 и менее
90,0	11 812		
180,0	2 953		

ГУСТОТА СТОЯНИЯ ВИДА

Густота стояния вида — это площадь, приходящаяся на один экземпляр этого вида. При этом экземпляры других видов, произрастающие на той же площади, не принимаются во внимание.

Густоту стояния вида определяют по формуле

$$P = \frac{S}{n},$$

где P — густота стояния вида; S — размеры исследованной площади; n — число экземпляров.

Обратная величина $\frac{1}{P} = \frac{n}{S}$ характеризует количество экземпляров растений данного вида, приходящееся на единицу площади. По густоте стояния вида можно вычислить и среднее расстояние между экземплярами вида по формуле, предложенной В. Н. Сукачевым (см. Сукачев, Зонн, Мотовилов, 1957):

$$l = \sqrt{\frac{S}{n} - d},$$

где l — среднее расстояние между экземплярами вида; d — средний диаметр стеблей растений.

Все перечисленные методы представляют собой методы абсолютного учета обилия независимо от того, выражаются ли они в условных баллах, в показателях числа, веса или объема или в косвенных показателях степени проективного покрытия, расстояний между экземплярами, площади, приходящейся на один экземпляр растения, и т. д.

МЕТОДЫ УЧЕТА ОТНОСИТЕЛЬНОГО ОБИЛИЯ

В отличие от методов учета абсолютного обилия методы учета относительного обилия дают возможность судить о количественных

соотношениях между отдельными видами, образующими фитоценоз, т. е. установить, какой вид более обилен по сравнению с другими (доминирует), какой менее обилен.

Доминированием называют преобладание одного вида над другими в фитоценозе. Соответственно виды, преобладающие над другими в фитоценозе, называют доминантами. Под преобладанием вида в фитоценозе подразумевается его большая роль в этом фитоценозе по сравнению с ролью других видов, определяемая его проективным покрытием, числом экземпляров, весом, объемом и другими количественными особенностями. Доминанты, составляя в фитоценозе более высокую численность, проективное покрытие, биомассу и т. д. по сравнению с другими видами, могут в то же время характеризоваться невысокой абсолютной численностью, фитомассой и т. д. Так бывает, например, в пустынях, где доминирующие полыни или солянки характеризуются обычно невысокой абсолютной численностью и незначительной массой. В соответствии со сказанным доминанты выделяют по численности, по биомассе, иногда — по степени проективного покрытия (Л. Г. Раменский для оценки соотношения между видами предложил учитывать их удельное покрытие, т. е. выраженное в процентах отношение покрытия каждого вида к сумме покрытий всех видов, образующих фитоценоз, ярус или входящих в ту группу видов, в пределах которой оценивается их соотношение). Г. И. Дохман (1937) предложила при выделении доминантов учитывать обилие и проективное покрытие. Она подразделяет доминанты на три группы: доминанты первого порядка, характеризующиеся высоким обилием в сочетании с высоким покрытием; доминанты второго порядка, у которых высокое числовое обилие сочетается со средним покрытием; доминанты третьего порядка, характеризующиеся высоким числовым обилием в сочетании с низким проективным покрытием.

Доминанты выделяются для каждого яруса сообщества (шведские геоботаники, из советских — В. В. Алехин и др.). Можно выделять доминанты и для групп ярусов и для совокупности популяций видов, относящихся в данном сообществе к определенной жизненной форме: доминирующие деревья, доминирующие кустарники, доминирующие травы, доминирующие мхи, доминирующие лианы, доминирующие эпифиты и т. д.

Существуют, однако, и другие точки зрения на принципы выделения доминантов. Так, А. Я. Гордягин (1922) выделял доминант (или несколько доминантов) для сообщества в целом. Американские исследователи выделяют доминанты только для главного яруса сообщества, называя субдоминантами виды растений, преобладающие во второстепенных ярусах сообщества или находящихся внутри сообщества отдельных куртинах, или в группах растений, выделяемых внутри сообщества, или имеющие лишь сезонное преобладание над другими растениями.

Однако, как справедливо указывает Х. Х. Трасс (1963), не существует определенных, твердо установленных критериев, на основе которых можно было бы выделить группы видов по степени их

доминирования, создав градации доминантности. Подобные градации существуют для определения степени доминирования животных. Так, для птиц (Вернандер, Викторов и др., 1959) установлены следующие категории, основанные на процентах встреч данного вида птиц от общего числа встреч видов птиц в пределах того или иного биоценоза: доминанты, содоминанты, второстепенные и третьестепенные виды. Для растений подобные шкалы доминантности еще не установлены.

Таким образом, доминантность вида — это чисто количественный признак, один из признаков, лежащих в основе выделения групп растений по их роли в жизни фитоценоза, но не подменяющий качественных особенностей растений, столь же важных, как и количественные, для установления таких групп. Поэтому попытки придать терминам «доминанты» более широкое, качественно-количественное значение (см., например, Быков, 1957, 1960) не представляются правомерными. В этих случаях правильнее говорить о ценотипах (фитоценотипах, см. ниже). Это не исключает возможности использования степени доминирования как одного из признаков при разработке классификации ценотипов (Трасс, 1963; Ниценко, 1965).

Доминанты могут быть постоянными, существующими весь вегетативный период в активном состоянии, и временными, появляющимися на короткий срок и определяющими особенности фитоценоза в течение ограниченного периода.

Если учитывать все группы растений, высших и низших, входящих в состав сообщества, то, очевидно, сообществ с одним доминантом не бывает. Если же речь идет только о высших растениях, то сообщества тростника, рогоза и другие одновидовые заросли (иногда с незначительной примесью других видов) могут быть с полным правом названы монодоминантными (однодоминантными). Преобладающее же число сообществ — полидоминантные (многодоминантные). Различают монодоминантные и полидоминантные ярусы. Полидоминантность древостоя хорошо выражена во влажных тропических лесах, полидоминантность травяного покрова — в некоторых луговых сообществах.

Для глазомерной оценки относительного обилия деревьев часто пользуются десятибалльной шкалой. При этом состав древостоя выражают формулой, в которой названия деревьев обозначают начальными буквами. Так, формула 5Е 3П 2Л + Б обозначает, что в данном фитоценозе из каждых 10 деревьев 5 приходится на долю ели, 3 — на долю пихты, 2 — на долю липы, а береза встречается в количестве менее 10% от общего числа стволов.

ВСТРЕЧАЕМОСТЬ И ХАРАКТЕР РАЗМЕЩЕНИЯ ВИДА

Как было указано, встречаемость суммарно отражает равномерность распределения вида в сочетании с его обилием. Как показано на рис. 32, при высоком обилии всегда велика и встречае-

мость, при средних величинах обилия встречаемость может быть и высокой и низкой, а при низком обилии низок и уровень встречаемости. Прежде чем охарактеризовать способы оценки встречаемости, остановимся на методах, применяемых для оценки характера размещения растений.

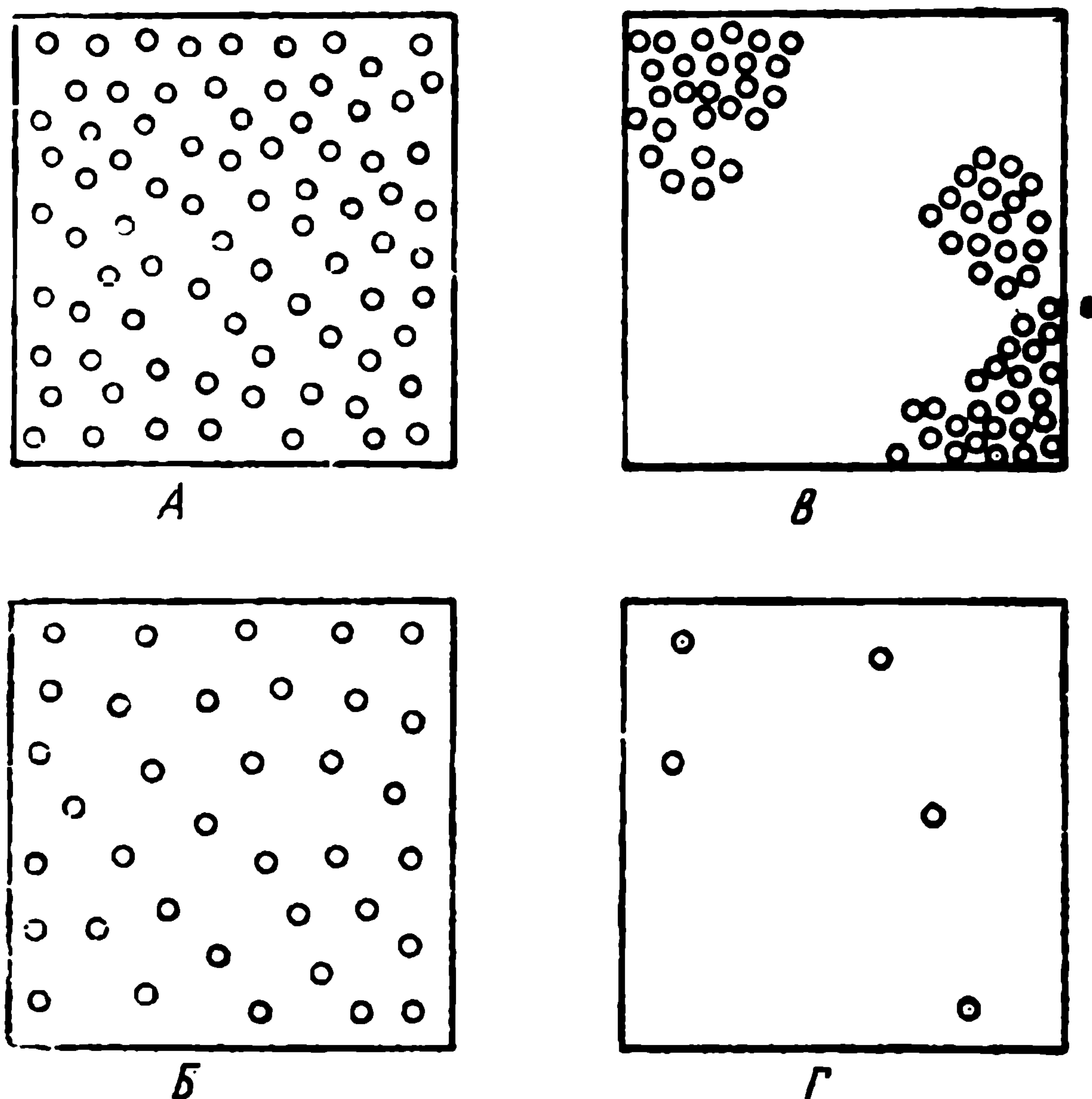


Рис. 32. Соотношение между обилием и встречаемостью (по Ярошенко): *А* — большое обилие и большая встречаемость; *Б* — среднее обилие и значительная встречаемость; *В* — значительное обилие и малая встречаемость; *Г* — малое обилие и малая встречаемость

Термин «характер размещения» следует предпочесть понятию «общественность», введенному Браун-Бланке, так как оно дает повод к ненаучным аналогиям между фитоценозом и человеческим обществом.

Следует различать следующие особенности характера размещения вида (Раменский, 1938): 1) степень неравномерности, т. е. наличие или отсутствие у одного вида разных способов размещения в данном фитоценозе — и рассеянных особей, и маленьких групп, и больших групп; 2) величину (диаметр) зарослей — среднюю, наибольшую и наименьшую; 3) чистоту зарослей — степень внедрения в них других растений; 4) их густоту, сомкнутость (несомкнутые «группы» и более или менее сомкнутые «заросли»); 5) резкость их отграничения; 6) форму зарослей (изодиаметрическая или вытянутая); 7) происхождение (семенное, вегетативное, остатки прежнего сплошного покрова данного вида).

Такая дифференцировка характера размещения видов очень важна при детальном описании растительных ассоциаций. При маршрутных исследованиях за недостатком времени для обозначения характера размещения видов пользуются системами упрощенных значков.

Наиболее употребительны следующие значки: gr — растение встречается частыми плотными группами, cum — растение встречается рыхлыми скоплениями, в которых наблюдается примесь особей других видов. Эти обозначения отражают степень чистоты скоплений вида, но ничего не говорят о величине этих скоплений.

Названные значки обычно присоединяют к оценке обилия по Друде (см. выше).

Более детальную систему обозначений дает В. Н. Сукачев (Сукачев, Зонн, Мотовилов, 1957):

Особь развивает от корня один, реже 2—3 надземных побега — О.

Особь несет несколько или много надземных побегов от корня или от корневища:

1) стебли в небольшом числе, растут кустом или пучком от одного корневища или корня — ПЧ;

2) многолетние побеги образуют плотную дерновину или подушку — Д;

3) побеги растут более или менее рыхлой зарослью (латкой) благодаря разрастанию особи корневищами, корнями или ползучими стеблями — Л;

4) растения, разрастаясь, теряют связь и растут хотя и близко друг к другу, но отдельными индивидуумами — куртинами — К;

5) растения, относящиеся к первым четырем группам (О, ПЧ, Д, Л), растут более или менее скученно (из-за неравномерности распределения семенных зачатков растений) — пятнами — ПТ.

Для пользования этой системой необходимо знать, к одному или нескольким экземплярам относится данное скопление побегов, что в поле не всегда возможно выяснить и для чего требуется раскопать основания побегов растений. Поэтому эту систему следует использовать при стационарных работах, а в маршрутных исследованиях пользоваться системой значков gr и cum, предложенной В. В. Алехиным.

При определении встречаемости небольшие по величине площадки строго равномерно или случайно распределяют по площади, занятой фитоценозом. На каждой площадке регистрируют все виды растений (учитывают только растения, укореняющиеся на площадке, а экземпляры, укореняющиеся за пределами площадки, надземные части которых, однако, попадают на площадку, не учитывают).

Кроме равномерности распределения по площади и обилия вида показатель его встречаемости связан и с величиной пробных площадок: чем больше размер площадок, тем выше показатель встречаемости для одного и того же вида. Поэтому сравнимы только данные, полученные на одинаковых по величине площадках. К. Раункиер (Raunkiaer, 1909, 1913, 1918) предложил следующие соотношения между размерами пробных площадок и количеством этих площадок в конкретном сообществе (табл. 4).

Чаще всего используют площадки по 0,1 $м^2$, обычно круглой формы.

Приведенные в таблице размеры и количества площадок относятся к травяным, кустарничковым, моховым и лишайниковым фитоценозам или к соответствующим ярусам древесных и кустарниковых сообществ. Для древесно-кустарниковых ярусов как число площадок, так и их размеры должны быть сильно увеличены.

ТАБЛИЦА 4

Соотношение между размерами и количеством площадок для определения встречаемости по Рауикиеру

Размеры площадок, .	Количество площадок в пределах исследуемого фитоценоза
10	10
1	20
0,1	50
0,01	200

Встречаемость вида в данном фитоценозе, так называемую локальную встречаемость, выражают числом (в %), показывающим, на скольких площадках из общего числа заложенных встречается исследуемый вид. Встречаемость вида в нескольких фитоценозах, относящихся к одной ассоциации, так называемую общую встречаемость, выражают числом, представляющим результат деления суммы локальных встречаемостей на число фитоценозов, для которых локальная встречаемость была определена.

Относительной встречаемостью растений называют отношение встречаемости данного вида к сумме встречаемости всех видов растений фитоценоза (Раменский, 1938). При этом сумму встречаемости всех растений фитоценоза надо брать не для всех заложенных в фитоценозе площадок, а лишь для тех, на которых встречался вид, относительную встречаемость которого определяют.

РОЛЬ РАЗЛИЧНЫХ ВИДОВ В ЖИЗНИ ФИТОЦЕНОЗА

При характеристике популяций различных видов, а также при описании методов количественного учета растений было показано, что роль различных видов в жизни фитоценозов неодинакова. При этом значение растений в жизни сообщества не может быть определено только численностью его популяции, биомассой или какими-либо другими количественными показателями. Принадлежность вида к определенной жизненной форме, выражающаяся в его эколого-морфологических особенностях и в сроках прохождения сезонных фаз развития, играет здесь очень большую роль.

Как справедливо указывает А. А. Ниценко (1965), в подходе к оценке роли видов в жизни фитоценозов существуют три точки зрения. Первая заключается в том, что выделяют группы видов, обычно называемые фитоценотипами (ценотипами), характеризующиеся определенными свойствами, позволяющими им играть сходную роль в жизни фитоценозов. В этом понимании фитоценотипы представляют собой постоянные объединения видов, и каж-

дый вид может относиться только к одному фитоценотипу. Второй взгляд выражается в объединении в фитоценотипы не видов, а популяций видов в тех или иных условиях. В этом случае один и тот же вид в разных условиях может быть отнесенным к различным фитоценотипам: например, в одних сообществах он может быть эдификатором, а в других играть подчиненную роль.

В этом случае одни авторы при оценке роли вида используют и качественные, и количественные показатели, другие практически понимают фитоценотипы как синонимы градаций обилия растений в данном фитоценозе или в данной группе фитоценозов. Последний способ выделения фитоценотипов, практикуемый, например, Л. И. Номоконовым (1958), мы считаем неправомерным, полагая его приемлемым лишь для установления доминантов.

А. А. Ниценко предлагает наименование фитоценотипов оставить лишь для объединений видов, а для объединений популяций применять наименование «типы фитоценотических позиций», или первые называть видовыми фитоценотипами, а вторые — популяционными фитоценотипами. Нам второе предложение представляется вполне приемлемым.

Таким образом, под видовыми фитоценотипами понимают объединения видов, играющих в силу своих эколого-морфологических особенностей сходную роль в жизни фитоценозов.

Г Н. Высоцкий различал две группы растений: превалиды — многолетники и ингредиенты — одно- и двулетники (1915), И. К. Пачоский (1921) называл постоянные многолетние элементы растительного покрова компонентами, а однолетники, занимающие свободные места между компонентами, присутствующие в фитоценозе в активном состоянии не каждый год и резко меняющие в разные годы свою численность, — ингредиентами. Оригинально деление ценотипов, предложенное, как и сам этот термин, Л. Г. Раменским (1938), на три группы: виолентов (силовиков) — растений, которые «захватывают территорию и удерживают ее за собой, подавляя, заглушая соперников энергией жизнедеятельности и полнотой использования ресурсов среды»; патиентов (выносливцев), которые в борьбе за существование «берут не энергией жизнедеятельности и роста, а своей выносливостью к крайним, суровым условиям», и эксплерентов (выполняющих), которые «имеют очень низкую конкурентную мощность, но зато способны очень быстро захватывать освобождающиеся территории, заполняя промежутки между более сильными растениями».

Остальные классификации фитоценотипов относятся к популяционным фитоценотипам.

Под популяционными фитоценотипами понимают объединения популяций видов, играющие сходную роль в жизни фитоценозов. Ж. Браун-Бланке и Э. Павийар (Braun-Blanquet et Pavillard, 1922) выделяли в сообществах эдификаторы (строители), консерваторы (поддерживающие), консолидаторы (укрепляющие), нейтральные и деструкторы (разрушающие). Г. И. Поплавская (1924) и В. Н. Сукачев (1928) дают следующую классификацию фитоце-

нотипов (которые в то время были названы ими фитосоциальными типами)[1]:

I. Эдификаторы — созидатели, строители сообщества (см. выше определение этого понятия).

А. Аутохтонные — строители сообщества в местообитаниях, где отсутствует влияние человека или животных.

В. Дегрессивные — временные строители сообщества, при изменении растительного покрова под влиянием человека.

II. Ассектаторы — оказывают малое влияние на создание среды внутри сообщества.

А. Аутохтонные — входят в состав самобытного покрова.

1. Эдификаторофилы — охотно поселяются среди густых зарослей эдификаторов, не страдают от их влияния, но могут существовать и без него.

2. Эдификаторофобы — избегают густых зарослей эдификаторов, явно не выносят их влияния.

В. Адвентивные — занесены человеком, животными или иными агентами из других ассоциаций.

Таким образом, помимо численности в этой классификации приняты во внимание и взаимоотношения между растениями и сезонность в их развитии, и их размеры, и, главное, влияние растений на создание среды внутри сообщества.

Кроме эдификаторов и ассектаторов в сообществе нередко выделяют субэдификаторы — виды, господствующие не в главном, а во второстепенных ярусах, например брусника в травяно-кустарничковом ярусе ельника-брусничника.

По Б. А. Быкову (1966), в растительном покрове СССР наибольшее количество эдификаторов дают семейства злаков — 136 видов, осоковых — 82, сложноцветных — 80, розоцветных — 70, бобовых — 65, ивовых — 59, березовых — 40, лебедовых — 52, зонтичных — 50, лютиковых — 30, сосновых — 30 и др.

Наибольший процент эдификаторов дают виды семейства сосновых (80% от общего числа видов), семейства березовых (66%). В остальных семействах эдификаторы составляют менее половины всех видов.

Соотношения между понятиями «доминант» и «эдификатор» таковы: эдификаторы — это такие доминанты, которые определяют особенности среды растительного сообщества. Следовательно, каждый эдификатор обязательно является доминантом, но далеко не каждый доминант является эдификатором. Например, в дубравах с господством сныти в травяном покрове дуб — доминант и эдификатор, а сныть — только доминант. Таким образом, понятие «доминант» более широкое, чем понятие «эдификатор», причем первое из них выражает только количественное преобладание одного вида над другим, а второе — и качественные особенности этого вида.

Б. А. Быков (1957, 1960) строит классификацию по трем

---

[1] Приводится с сокращениями.

Среди растений-эдификаторов, которые в числе не более одного вида в каждой ступени[1] определяют особенности растительного покрова, образуя основную массу растительности (только к ним В. А. Быков и предлагает применять наименование доминантов), он различает:

Коннекторы — растения, образующие благодаря вегетативному способу размножения густую, связанную в одно целое заросль.

Патулекторы — растения, редко стоящие, но благодаря своим значительным размерам несомненно господствующие среди остальных доминантов.

Дензекторы — остальные растения этой группы.

Недостаточное число признаков, положенных в основу этой классификации, делает ее применение ограниченным.

Растения-эдификаторы, которые в количестве более двух видов в одной ступени участвуют в сложении сообщества, В. А. Быков называет кондоминантами.

Наконец, А. А. Ниценко (1965) разработал систему доминантов с учетом их ярусного положения и обилия. Правда, он предложил эту систему для видовых фитоценотипов, имея в виду способность вида при благоприятных условиях занимать то или иное место в сообществе, однако она гораздо более применима к оценке позиций различных видов в сообществах, т. е. к классификации популяционных фитоценотипов.[2]

1. Доминанты-эдификаторы первого ранга. Это виды, господствующие в главном ярусе сообщества и оказывающие существенное воздействие на весь строй и состав фитоценоза, а также на среду. Главным ярусом не обязательно должен быть верхний. Так, в сфагновом болоте эта роль несомненно принадлежит нижнему ярусу.

2. Доминанты-эдификаторы второго ранга. Также свойственны главенствующему ярусу, но слабее воздействуют на состав, структуру фитоценоза и его среду.

3. Доминанты-субэдификаторы. Это эдификаторы второстепенных ярусов. В сущности все они второстепенны, поскольку воздействуют в основном на структуру и состав «своего» яруса.

4. Доминанты-неэдификаторы. Доминируют в основных ярусах, но не определяют их структуру, состав и среду сообщества.

5. Субдоминанты в пространстве. Доминанты-неэдификаторы второстепенных ярусов.

---

[1] Ступенью Б. А. Быков называет основную структурную часть фитоценоза на всем протяжении сомкнутости от верхней части верхнего до нижней части нижнего подземного яруса.

[2] Мы несколько меняем характеристики, данные автором в связи с нашим пониманием этих категорий как категорий, объединяющих популяционные фитоценотипы.

6. Субдоминанты во времени. Виды, доминирующие в определенные сезоны, не могут являться эдификаторами и даже субэдификаторами.

7. Спутники — виды, встречающиеся в сообществе единично и рассеянно, не являющиеся доминантами.

ГЛАВА 4

СТРУКТУРА РАСТИТЕЛЬНОГО СООБЩЕСТВА

Под структурой растительного сообщества понимается распределение надземной и подземной массы растений в пространстве и во времени. При таком подходе структура сообщества включает следующие элементы: надземную и подземную ярусность, синузиальность, консортивность, мозаичность фитоценоза как проявление особенностей структуры в пространстве и смену фенологических фаз и аспектов как проявление структуры во времени.

ЯРУСНОСТЬ

Ярусностью фитоценоза называют размещение органов растений различных видов на разных высотах над поверхностью почвы и на разных глубинах в почве.

Различают ярусность надземную и подземную.

Неодинаковая освещенность растений, образующих разные ярусы, приводит к различиям в температурном режиме и режиме влажности на разных уровнях над поверхностью почвы в фитоценозах. Эти особенности, из которых первичной является разное количество света на разных уровнях, определяют распределение растений по надземным ярусам.

Распределение корней растений по подземным ярусам определяется изменением с глубиной степени увлажнения почвы и богатства ее питательными веществами; менее важно, но имеет значение и уменьшение степени аэрации почвы с глубиной.

В одних и тех же ярусах находятся растения одинаковой высоты, сходные по своим экологическим особенностям или различающиеся (например, хвойные и лиственные породы), но имеющие примерно одинаковую потребность в освещении. В разных ярусах оказываются растения, у которых эта потребность неодинакова. Растения, образующие одни ярусы, влияют на растения, входящие в состав других ярусов.

Растения верхних надземных ярусов более светолюбивы, чем растения нижних ярусов, и лучше приспособлены к колебаниям температуры и влажности. Под своими кронами они создают условия слабой освещенности и стабильной температуры и влажности. Поэтому нижние ярусы образованы растениями, у которых

потребность в свете меньше, чем у растений верхних ярусов. В свою очередь растения нижних ярусов влияют на растения верхних ярусов. Так, например, ярус мхов в еловом или пихтовом лесу накапливает значительное количество влаги; травяной покров леса участвует в процессе почвообразования, формируя опад, и т. д.

Точно так же корни, образующие верхний подземный ярус, могут перехватывать дождевую воду у растений, корни которых находятся в более глубоких ярусах. В свою очередь корни, составляющие более глубокие подземные ярусы, перехватывают поднимающуюся капиллярно воду у корней верхних подземных ярусов.

Таким образом, ярусность представляет собой одну из основных особенностей фитоценоза, возникшую в процессе естественного подбора различных форм для совместной жизни.

Ярус — структурная конституционная часть фитоценоза. Из этого следует, что к тому или иному ярусу следует относить растения, достигшие обычных для данного вида размеров. Молодые же растения, временно входящие в состав более низких ярусов или образующие промежуточную по высоте ступень между двумя ярусами, не должны включаться в эти более низкие, служащие их временным пристанищем ярусы, или выделяться в особые ярусы.

Точно так же не следует выделять в особый ярус те экземпляры того или иного вида, которые временно настолько угнетены действием какого-либо фактора, постороннего по отношению к фитоценозу, что не способны размножаться семенным или вегетативным путем. Так, если в результате выборочной рубки в смешанном липово-еловом лесу, где липа образовывала второй ярус под покровом ели, липа приняла кустарниковую форму и перестала размножаться как семенным, так и вегетативным путем, ее нельзя выделять в особый ярус. В этом случае причиной того, что липа приняла форму кустарника, является постоянная рубка более высоких стволов этого дерева. Если рубку прекратить, то липа принимает свойственную ей древесную форму. Если же липа в лесу под влиянием затенения приобретает кустарниковую форму и теряет способность к семенному размножению, хотя обычно при этом размножается вегетативно, ее следует выделить в особый ярус. В тех случаях, когда угнетенное состояние растения, обитающего в одном из нижних ярусов, длится долго, их нужно причислять к этому ярусу и при отсутствии способности к вегетативному размножению.

Молодые растения постепенно вырастают. Поэтому их, так же как растения, низкорослость которых поддерживается каким-либо посторонним по отношению к фитоценозу фактором, относят к пологу. Пологом (Сукачев, 1930) называют временный ярус, образованный молодыми растениями или растениями, угнетенными посторонними по отношению к фитоценозу факторами (например, рубкой). Таким образом, обычно каждый вид входит в состав только одного яруса, а в других ярусах экземпляры этого вида присутствуют временно, как временно они могут образовывать и полога, располагающиеся между ярусами фитоценоза. Однако в не-

оторых случаях это правило нарушается. Так, многолетние монокарпические растения (плодоносящие на 4—5-м году жизни и длительное время пребывающие в виде розетки листьев или вегетативного побега) должны быть причислены и к нижнему ярусу, в котором несколько лет существуют вегетирующие экземпляры этих растений, и к верхнему, в котором эти растения существуют в генеративном состоянии. То же касается и двулетних травянистых растений, которые первый год пребывают в состоянии розетки листьев, а на второй дают стебли с соцветиями.

В большинстве случаев фитоценолог, имеющий хотя бы небольшой опыт полевых работ, может провести анализ ярусности сообщества даже при однократном описании фитоценоза. Однако иногда, когда тот или иной вид входит в состав одного из нижних ярусов и при этом не цветет и не плодоносит, для установления причин состояния особей этого вида (что необходимо для выделения пологов) следует провести сравнение с другими фитоценозами, относящимися к той же ассоциации, или длительное время (иногда несколько лет) вести наблюдения в данном фитоценозе.

В тех случаях, когда некоторые особи вида начинают цвести и плодоносить, не достигнув размеров, характерных для этого вида, т. е. находясь на уровне одного из нижних ярусов, считают, что вид входит в состав более высокого яруса, а в нижних ярусах его экземпляры присутствуют временно.

Запись ярусного положения вида выглядит так:

Название вида	*Ярус*
Ель европейская (*Picea excelsa*)	1 (2—3)
Липа обыкновенная (*Tilia cordata*)	2 (3)

Это значит, что ель европейская входит в состав 1-го яруса, а во 2—3-м временно присутствуют некоторые ее экземпляры; липа обыкновенная входит в состав 2-го яруса, часть ее экземпляров временно присутствует в 3-м ярусе.

Для того чтобы установить соотношение господствующих и угнетенных, взрослых и молодых экземпляров того или иного вида, следует подсчитать число стволов и стеблей особей этого вида и определить его обилие и проективное покрытие отдельно по пологам и тому ярусу сообщества, к которому относится данный вид.

Что касается количества выделяемых пологов, то в инструкциях по лесоводству указывается, что разница по высоте между деревьями, относимыми к тому или иному пологу, не должна превышать 10% от средней высоты в ту или иную сторону. Это значит, что если средняя высота деревьев в пологе составляет 20 *м*, то к нему можно относить деревья высотой от 18 до 22 *м* (10% от 20 *м* составляет 2 *м*). Этот подход важен при оценке количества древесины, но по существу он формален и при анализе строения фитоценоза им пользоваться нельзя. Количество выделяемых пологов зависит от действительного распределения растений по высоте.

Не менее важной задачей, чем выявление структурных ярусов, характерных для данного конкретного фитоценоза или данной ассоциации, является установление действительного распределения растений по высоте в настоящий момент. Именно от этого действительного распределения зависят экологические условия данного фитоценоза, особенности его фитосреды. По этому действительному распределению составляют наиболее точное представление о количестве органического вещества в фитоценозе в данный момент.

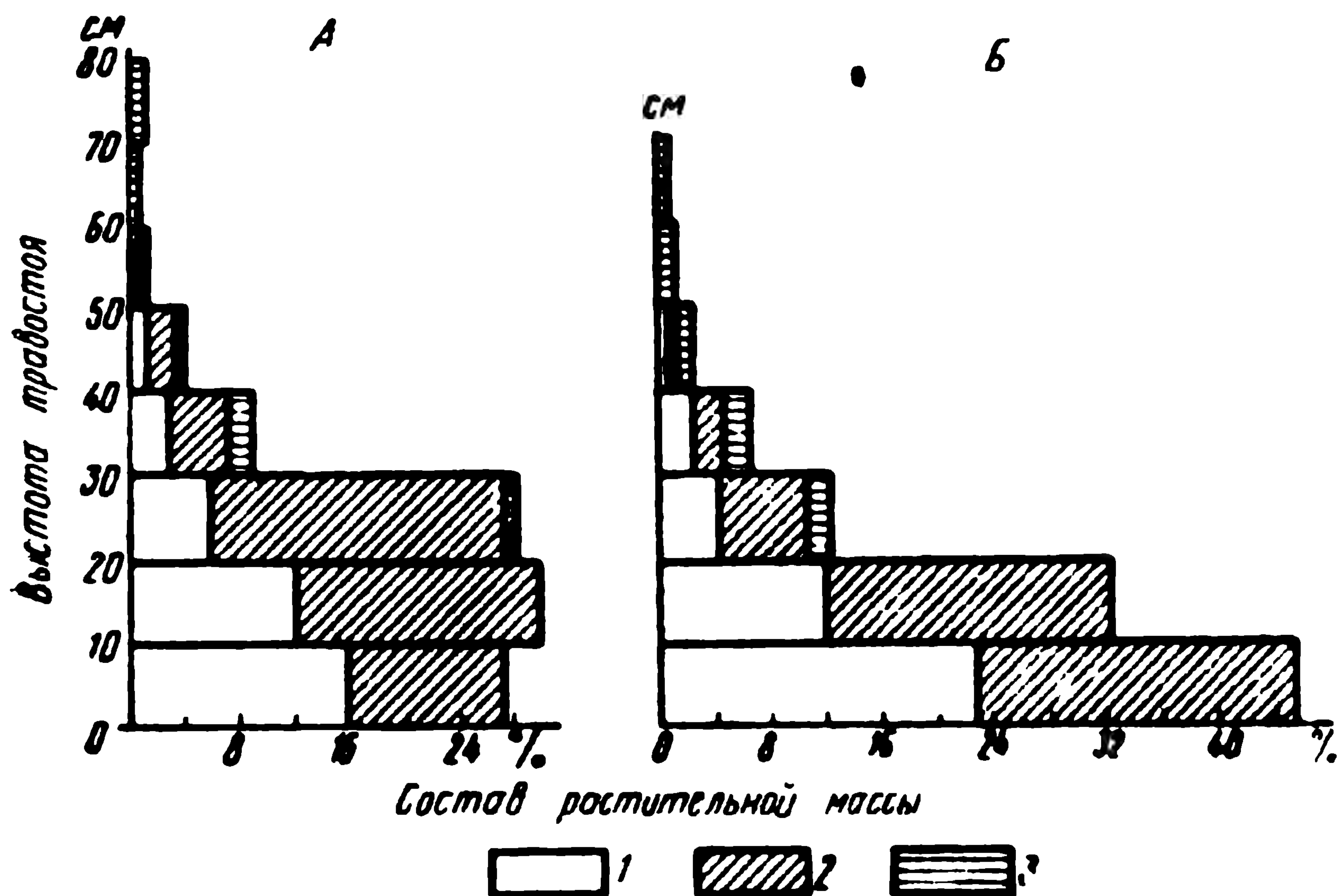


Рис. 33. Распределение надземной массы по высоте травостоя (по Алексеенко, 1964). А — клеверник тимофеечно-гераниевый; Б — щучник гигрофильно-разнотравный:

1 — стебли, 2 — листья, 3 — генеративные органы

Фактическое распределение растений по высоте в фитоценозе следует выявлять и потому, что в тех случаях, когда нельзя установить структурные ярусы, оно дает возможность впоследствии, при более детальном ознакомлении с данным типом фитоценоза, установить его структурные части.

Учет надземной массы травостоя целесообразно вести по горизонтам (Ларин и Годлевская, 1949, Работнов, 1950). В этом плане Д. Н. Алексеенко (1964) сопоставляет два сообщества (рис. 33). При сравнении клеверника тимофеечно-гераниевого с щучником гигрофильно-разнотравным обнаруживается, что в первом фитоценозе до высоты 20 *см* от поверхности почвы располагается около 58% растительной массы, а во втором — 78%, в слое же от 20 до 40 *см* — соответственно 36 и 18%. В первом сообществе основная часть надземной массы (57,4%) сосредоточена в слое 10—30 *см*, а

о втором — в приземном слое. Попутно можно определить и соотошение листьев, стеблей и генеративных органов в различных лоях.

Рассматривая распределение отдельных видов растений по лоям биомассы (табл. 5), мы видим, что одни виды (овсяница луговая, душистый колосок, щучка луговая) имеют большую часть егетативной массы в нижних горизонтах и вес ее с увеличением ысоты резко снижается, другие (таволга вязолистная, мятлик луговой) характеризуются более равномерным распределением надземной массы по профилю травостоя и постепенным падением ее ıассы с высотой.

ТАБЛИЦА 5

Распределение надземной массы по высоте травостоя у некоторых луговых трав (в процентах от общей массы растений данного вида)

(по Л. Н. Алексеенко, 1964)

Горизонты над поверхностью почвы, *см*	Клевер луговой	Овсяница луговая	Тимофеевка луговая	Душистый колосок	Мятлик луговой	Щучка дернистая	Купырь лесной	Хвощ полевой	Таволга вязолистная
60—70	—	3,1	—	—	—	5,3	—	—	—
50—60	—	3,1	0,5	—	14,5	5,3	—	—	—
40—50	—	6,0	2,7	2,5	7,9	5,2	3,1	—	—
30-40	1,1	12,4	17,5	3,3	14,5	8,3	7,0	—	5,1
20—30	43,9	16,6	29,5	4,1	13,1	9,4	17,2	1,4	25,6
10—20	31,8	23,4	19,2	26,4	18,4	20,1	47,5	48,3	37,8
0—10	23,3	35,4	30.6	63,7	31,6	46,4	25,2	50,3	31,5

Не все ярусы одинаковы. Одни из них, образованные только фанерофитами или только кустарниковыми и кустарничковыми хамефитами, постоянны и сохраняют систему стволов и ветвей, а в ряде случаев и листьев, круглогодично. Другие же, образованные растениями, надземные части которых полностью (гемикриптофиты, геофиты, терофиты) или частично (полукустарниковые хамефиты) отмирают на неблагоприятный период года, а с наступлением благоприятного сезона постепенно отрастают, непостоянны.

Бывают ярусы смешанного состава, образованные различными жизненными формами, например нанофанерофитами или хамефитами и гемикриптофитами и геофитами. Эти ярусы включают как постоянно присутствующие в них растения, так и растения, дорастающие до этого яруса только к концу или к середине периода вегетации, а также виды, которые в начале периода вегетации входят в состав этого яруса, а затем, полностью теряя свои надземные части, «уходят» из яруса (эфемеры, эфемероиды).

Таким образом, для одних растительных ярусов (древесных, кустарниковых, моховых и лишайниковых) характерно постоянство состава в течение сезона, для других (ярусы с участием травя-

нистых растений) — непрерывное изменение состава в течение сезона, поскольку образующие ярус растения значительную часть периода вегетации входят в состав пологов, высота которых все время меняется. Для таких сообществ, как луга, болота, степи, саванны, в которых травянистые растения играют существенную роль, установить их ярусную структуру зачастую очень трудно и именно здесь сведения о распределении растений в фитоценозе по высоте приобретают особо важное значение.

На рис. 34 показано сообщество с постоянным верхним ярусом (лес), на рис. 35 — сообщество с меняющимися по составу ярусами (травяное).

Изменение распределения растений по высоте в течение сезона хорошо показано А. В. Кожевниковым (1936). Он установил, что на лугах притеррасной части поймы р. Яузы вполне сформировавшийся травостой имеет 6 ярусов: 96 *см* и выше, 66—95, 41—65, 16—40, 6—15 и 0—5 *см*. Однако из них в первой декаде июня развиты лишь четыре, а все ярусы развиваются лишь к началу июля.

Виды, образующие луговые фитоценозы, по срокам достижения полного ярусного развития составляют четыре группы: весенние растения, достигающие полного ярусного развития уже к началу июня; поздневесенние, достигающие полного ярусного развития к третьей декаде июня; летние, достигающие полного ярусного развития к первой декаде июля; позднелетние, достигающие полного ярусного развития в последней декаде июля или еще позднее.

Об изменении «населенности» ярусов в течение сезона дает представление табл. 6.

ТАБЛИЦА 6

Распределение по ярусам 2500 экземпляров растений 25 видов на лугах долины р. Яузы в разные сроки наблюдений
(по А. В. Кожевникову, 1936)

Дата	Количество экземпляров растений, относящихся к классу высот					
	0—5 *см*	6—15 *см*	16—40 *см*	41—65 *см*	66—95 *см*	96 *см* и выше
7.VI	225	425	1443	396	—	—
22.VI	37	322	1092	827	150	44
23.VII	21	325	690	867	329	83

Данные таблицы показывают, что в трех верхних ярусах наблюдается увеличение количества экземпляров растений за счет трех нижних. Самым «населенным» оказывается четвертый ярус, а в конце июля — и третий. Наиболее затенены пятый и шестой ярусы.

Ярусы устанавливают «по расположению деятельных частей растений в надземных и подземных частях среды» (Сукачев, 1938).



Рис. 34. Сосновый лес с преобладанием злаков и с участием ксеро-мезофильного разнотравья в ярусах трав. Ярославская обл. (фото Рачинской)



Рис. 35. Осоково-вахтовое сообщество, бассейн р. Дретунь, Белорусская ССР (фото Рачинской)

Согласно этому правилу, надземные ярусы следует выделять по расположению основной массы ассимилирующих органов — листьев. Поскольку для жизни фитоценоза очень существенно то затенение, которое дает тот или иной ярус, на практике высота каждого яруса обычно определяется как слой между наименьшими и наибольшими высотами растений, образующих данный ярус. Так, если верхний древесный ярус, образованный темнохвойными деревьями, составляет 20—28 *м*, это значит, что наименьшие размеры взрослых деревьев, относящихся к этому ярусу, составляют 20 *м*, наибольшие — 28 *м*. Иногда определяют и среднюю высоту растений, образующих данный ярус. Это правило хорошо подходит к ярусам, образованным деревьями и кустарниками, т. е. к ярусам, более или менее постоянным во времени. Однако для ярусов, образованных травами, в это правило следует внести поправку: высоту этих ярусов следует определять по тем органам растений, которые имеют максимальную для данного вида высоту, независимо от того, вегетативные или генеративные это органы. Если кроме экземпляров с генеративными органами в травостое есть и молодые вегетирующие экземпляры, которые могут в течение вегетационного периода развить генеративные органы или не развивают их в силу угнетения, их следует считать образующими полог; длительно остающиеся в вегетативном состоянии экземпляры многолетних монокарпических растений входят в состав нижних ярусов. При этом полог, образованный вегетирующими экземплярами, может иметь в травяных фитоценозах бóльшее фитоценотическое и хозяйственное значение, чем ярус, образованный генеративными особями растений того же вида.

Для наглядного представления о вертикальном распределении надземных органов в фитоценозе очень удобны зарисовки вертикальных проекций сообщества (рис. 36, 37).

Говорить об оформленном, выраженном ярусе можно только в том случае, когда растения в данном ярусе стоят достаточно густо, в результате чего затенение заставляет их вытягиваться до одного общего уровня. Выражением взаимного влияния растений, образующих ярус, является степень проективного покрытия этого яруса. О ярусности невыраженной, о простой разновысотности растений, или иначе, о фрагментах яруса говорят в тех случаях, когда такой сомкнутости и подгонки растений к общему уровню нет (Раменский, 1938).

Так, на рис. 37 верхний (первый) ярус тропического леса не выражен, а второй и третий выражены, но не разобщены один от другого, и провести границу между ними очень трудно. Если показать распределение деревьев тропического леса по классам высоты (рис. 38), то также хорошо видно обилие невысоких деревьев и малое количество более высоких.

Степень выраженности ярусов хорошо заметна на диаграммах, показывающих степень проективного покрытия фитоценоза по ярусам.

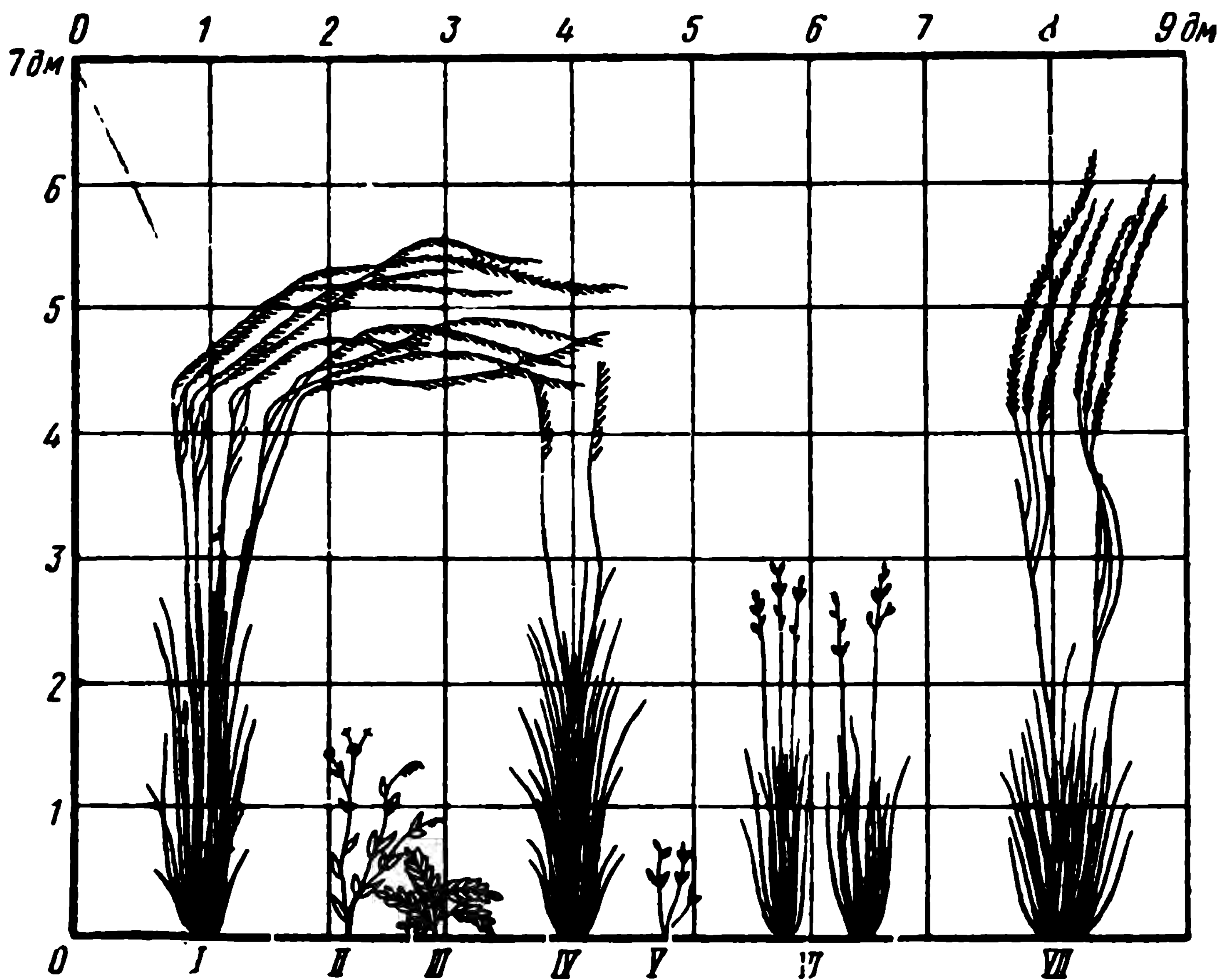


Рис. 36. Вертикальная проекция (длина участка 90 *см*) на заповедной степи Аскания-Нова (по Вернандер): ассоциация *Stipae — Festuca sulcata:*
I — Stipa ucrainica, II — Cerastium ucrainicum, III — Pyrethrum millefoliatum, IV — Stipa capillata, V — Draba verna, VI — Festuca sulcata, VII — Stipa lessingiana



Рис. 37. Вертикальная проекция первичного смешанного тропического леса с господством диптерокарповых (Dipterocarpaceae), гора Дьюлит, Калимантан (по Ричардсу)

На рис. 39 показано, что в одной из дубрав лесничества Држевич (Чехословакия) ярус кустарников *3*, образованный волчьим лыком (*Daphne mezereum*), и ярус напочвенного мохового покрова *5* выражены плохо, а древесные ярусы (особенно *1*, образованный в порядке убывания степени проективного покрытия дубом

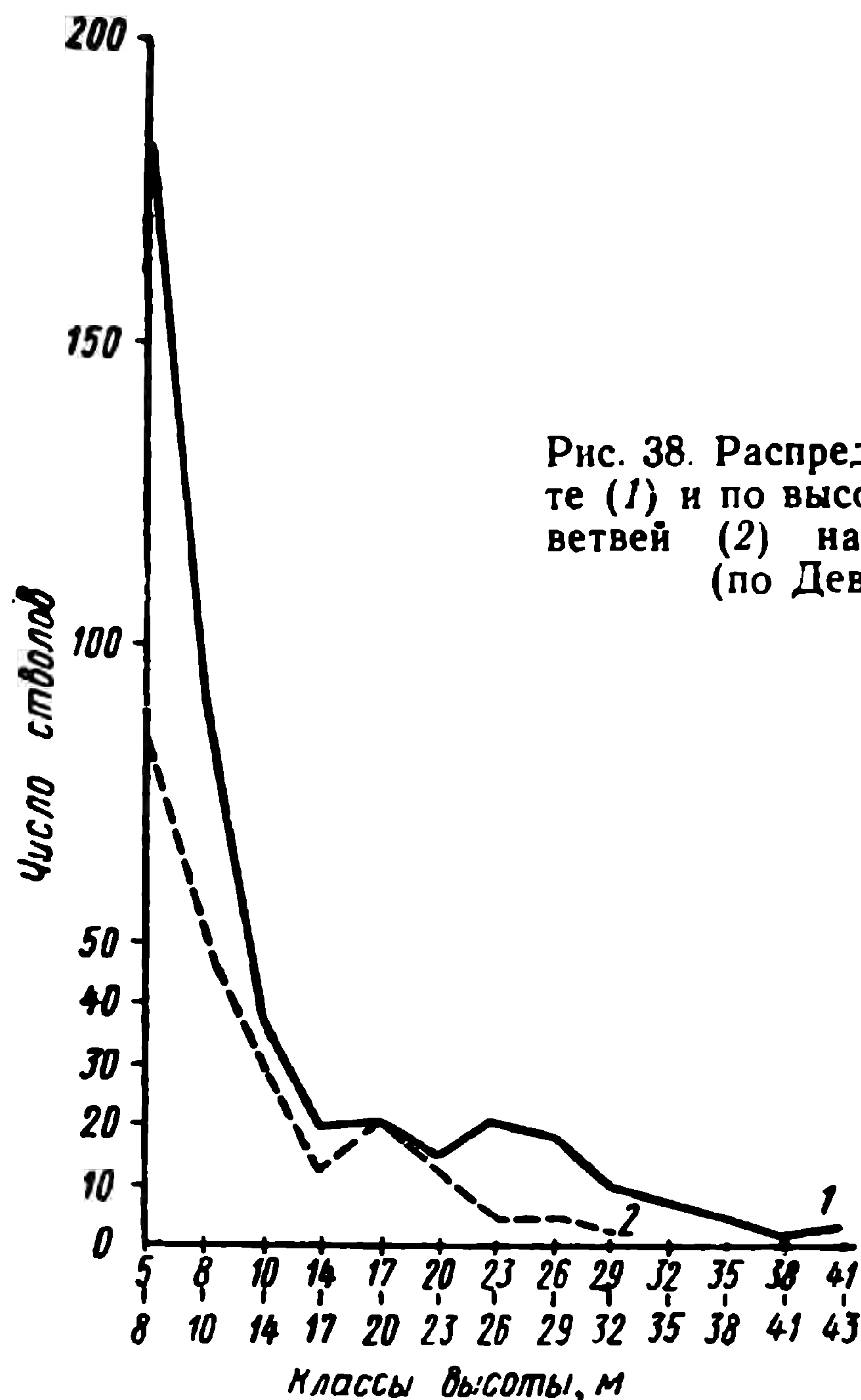


Рис. 38. Распределение деревьев по высоте (*1*) и по высоте отхождения нижних ветвей (*2*) на расчищенных участках (по Девису и Ричардсу)

зимним, липой и кленом, а также *2*, в состав которого входит граб) и ярус травянистых растений *4* выражены хорошо.

Эпифиты и лианы очень часто развивают свою листву в определенных ярусах леса. Так, крупные лианы обычно имеют длинные безлистные стебли, и их крона развивается в кронах деревьев того или иного яруса. Однако некоторые виды эпифитов и лиан развивают листву на разной высоте. Растения, развивающие свою листву в разных ярусах, называют межъярусными (или внеярусными) растениями.

При выделении ярусов правильнее считать все ярусы (и древесные, и травяные, и другие) равноценными. При этом обычно выделяют два (или в случае необходимости три) яруса деревьев, один или два яруса кустарников, три яруса трав, один ярус напочвенного покрова. В. В. Алехин (1950) предлагал древесным ярусам присвоить буквенный индекс A и называть A_1 — верхний древесный ярус, A_2 — средний древесный ярус и т. д., ярус кустарни-

ов он обозначил индексом *В*, ярус трав — *С*, ярус напочвенного покрова — *D*.

Первым называют самый верхний ярус.

Есть и другие способы классификации ярусов. Г. Дюрье (Du Rietz, 1921) и английские авторы выделяют крупные ярусы:

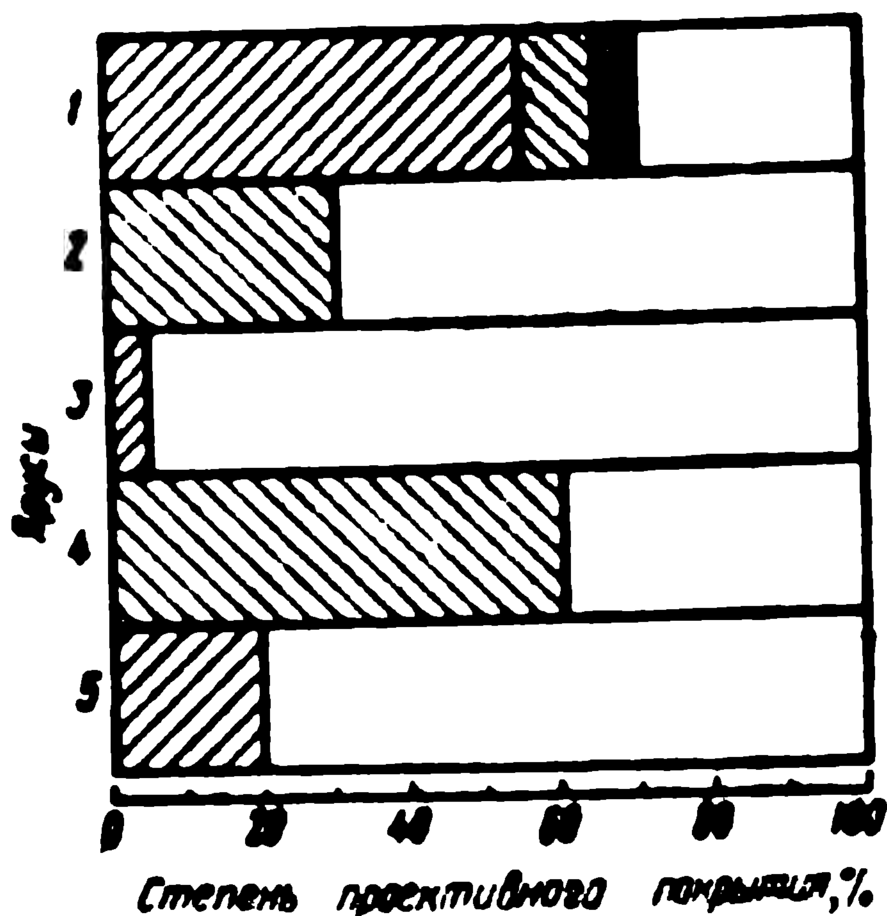


Рис. 39. Ярусность дубравы в лесничестве Држевич (по Еннику)

деревьев, кустарников, трав, напочвенного покрова, а в пределах этих ярусов — подъярусы.

В. Н. Сукачев намечает следующие ярусы: первый древесный, второй древесный, если нужно — третий древесный, кустарников, трав, напочвенного покрова. При этом последние три яруса (кустарников, трав и напочвенного покрова) можно подразделять на подъярусы.

Подземная ярусность фитоценозов изучена хуже, чем надземная. Как было указано, основная причина, определяющая особенности распределения корней в почве, — потребность растений в воде и питательных веществах, растворенных в ней.

Подземные ярусы выделяют на основании глубины проникания корней в почву и размещения активной, т. е. способной поглощать воду и питательные вещества, части корневых систем, обычно снабженной корневыми волосками. Последние, как известно, располагаются только на самых молодых растущих кончиках тонких корешков, а затем отмирают. В лесах нередко можно наблюдать три—шесть подземных ярусов. Например, в широколиственном ясенево-дубовом лесу (груде) выделяют ярус залегания корневищ и корней мелко укореняющихся трав, ярус корней более глубоко укореняющихся трав, один или два яруса корней кустарников (более поверхностно и более глубоко укореняющихся), причем эти ярусы могут совпадать и тогда объединяются с подземными ярусами трав, два яруса корней деревьев (верхний из них образуют корни ясеня, нижний — более глубоко идущие корни дуба).

В фитоценозах типчаково-ковыльной бедноразнотравной сухой степи намечаются следующие подземные ярусы: корней эфеме-

ров (примерно до глубины 15—20 *см*), средний ярус корней трав, преимущественно малолетних двудольных (примерно до глубины 50—70 *см*), и ярус корней дерновинных злаков, стержнекорневых многолетников (кермеки — *Limonium* и др.) и крупных двулетних (чертополохи — *Carduus* и некоторые другие) двудольных.

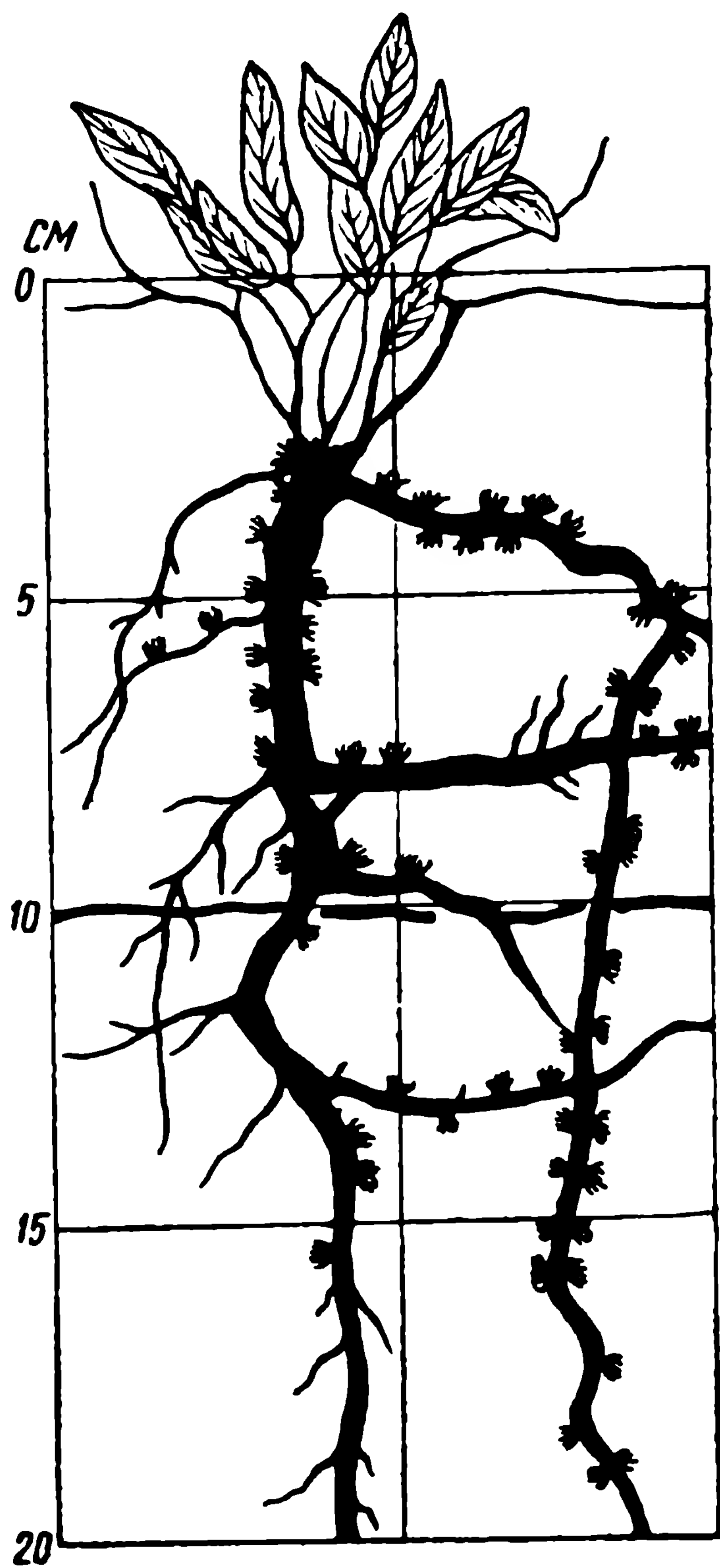


Рис. 40. Верхняя часть корневой системы перечника (*Lepidium* sp.) с эфемерными корнями и их основаниями (по Шалыту)

Принято считать, что корневые системы растений, входящие в тот или иной подземный ярус, используют влагу и питательные вещества тех почвенных горизонтов, в которых расположен этот ярус. Однако обычное представление о подземной ярусности нарушается в фитоценозах с недостаточным увлажнением (степных, полупустынных, пустынных), так как у многих растений даже при незначительном увлажнении почвы (небольшие дожди, роса, почвенная роса) в приповерхностных слоях образуются тонкие активные, так называемые эфемерные корни, очень быстро появляющиеся и так же быстро отмирающие при пересыхании этих слоев (рис. 40). Вследствие этого растения с глубоко проникающими в почву корнями используют также приповерхностный слой почвы, где конкурируют с растениями, корневые системы которых образуют верхний подземный ярус (Шалыт, 1960).

В сообществах с преобладанием гемикриптофитов и хамефитов зачастую масса корней во много раз больше массы надземных частей растений. На рис. 41 показано распределение массы корней и корневищ по глубинам в почве на площадке 1 $м^2$ в четырех ассоциациях. Внизу (*Г*) ассоциация *Nardus stricta* (+ *Achillea millefolium* + *Deschampsia caespitosa* + + *Genista tinctoria*). Влажный луг на торфяно-подзолистой глееватой почве (глинистый песок); с. Дубровка Довбышевского района Житомирской области, 30 августа 1932 г.: *1* — живая надземная часть, *2* — мертвый покров, *3* — корневища, *4* — корни.

В середине слева (*Б*) ассоциация *Stipa lessingiana* + *Festuca sulcata* + разнотравье. Полынная дерново-злаковая богаторазнотравная степь (ксеротический вариант) на южном варианте ти-

ничного среднегумусного (обыкновенного) чернозема. Хомутовская заповедная степь, Буденновский район Донецкой области, 5 июля 1948 г.: *1* — живая надземная масса, *2* — мертвый покров, *3* — корневища и луковицы, *2* — мелкие корни, *5* — крупные корни.

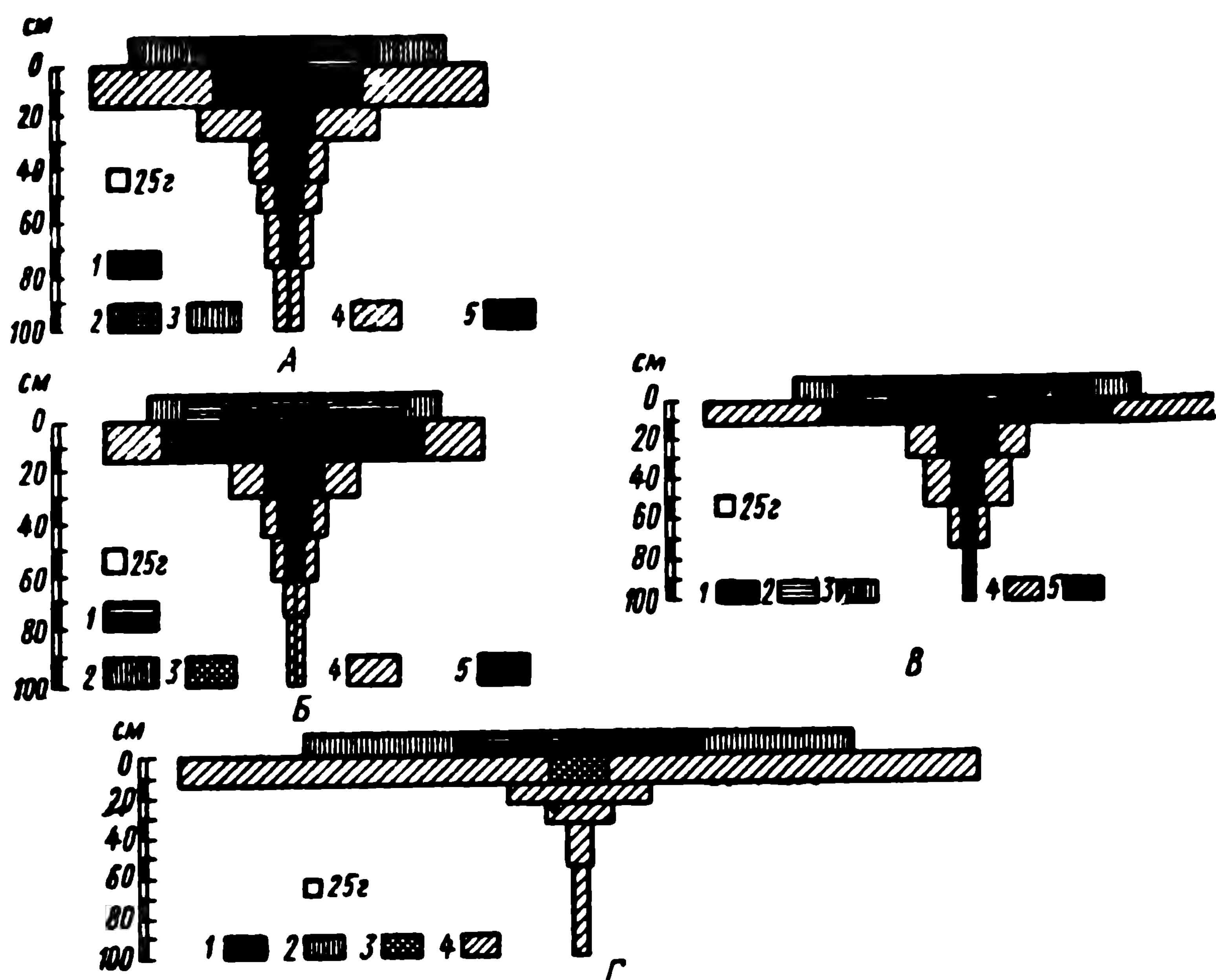


Рис. 41. Распределение корневых систем в почве (по Шалыту); глубины даны в сантиметрах, незаштрихованный квадратик — масштаб растительной массы в граммах

В середине справа (*В*) ассоциация *Stipa lessingiana* + *Agropyron pectiniforme* (+ *Festuca sulcata*) на несолонцеватой каштановой почве. Остров Куюк-Тук в Сиваше, Генический район Херсонской области, заповедная степь, 14 июня 1948 г.: *1* — живая надземная масса, *2* — луковички *Poa bulbosa vivipara*, *3* — мертвый покров, *4* — мелкие корни, *5* — крупные корни.

Наверху (*А*) ассоциация *Artemisia taurica* на сильно глубокосолонцеватой почве. Остров Куюк-Тук в Сиваше, Генический район Херсонской области, заповедная степь, 15 июня 1948 г.: *1* — живая надземная масса, *2* — луковички *Poa bulbosa vivipara*, *3* — мертвый покров, *4* — мелкие корни, *5* — крупные корни.

Во всех фитоценозах основная масса корней, как мелких, так и крупных, располагается в верхних горизонтах почвы. Постепенно уменьшаясь в количестве, корни проникают на значительные глубины, нередко заметно превышающие высоту надземных частей растений. На рис. 42 показаны корневые системы двух растений американской смешанной прерии; у бизоньей травы корни перехватывают влагу и идут вглубь, а у ядовитой остролодки корни, перехватывающие дождевую влагу, отсутствуют.

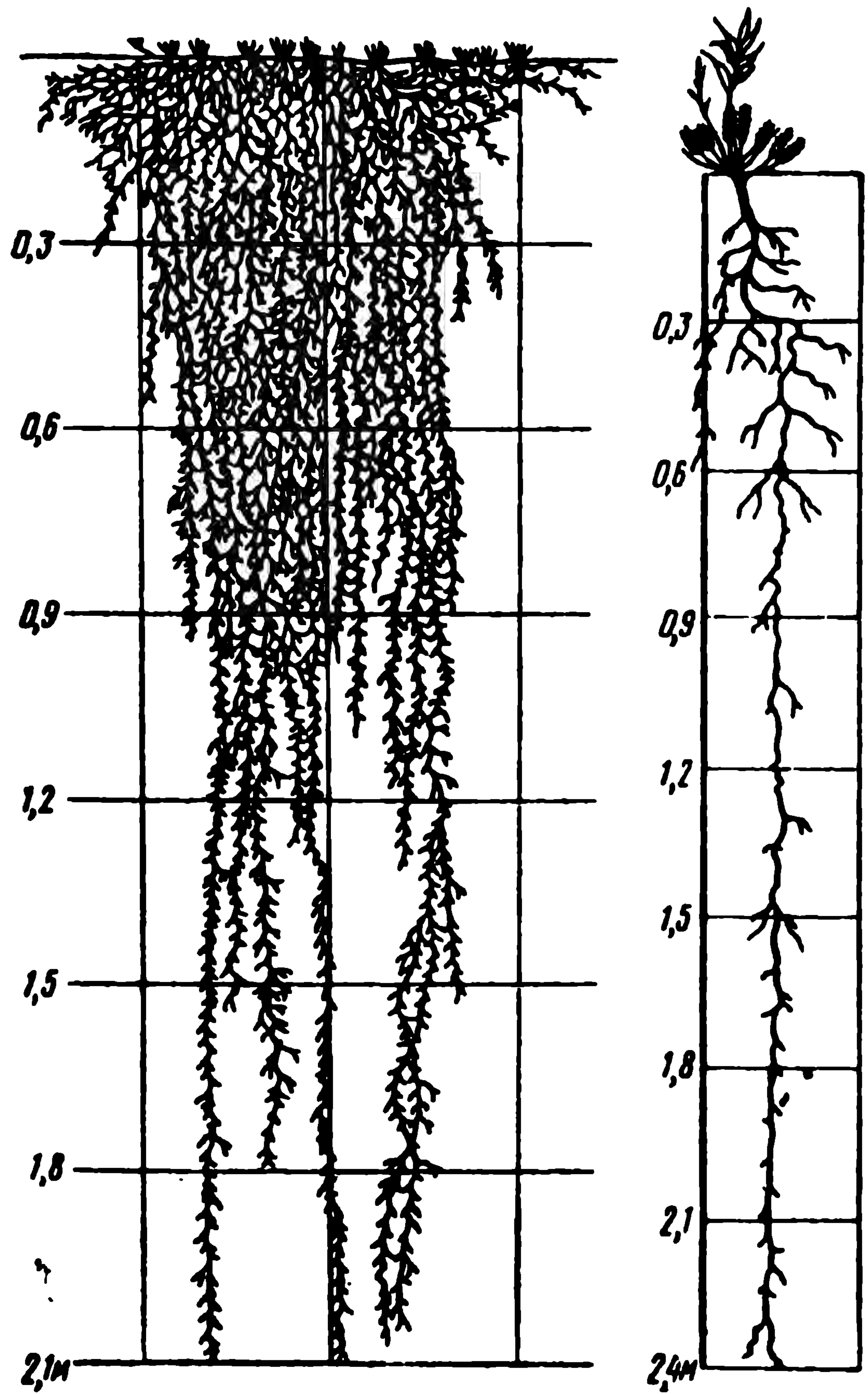


Рис. 42. Корневые системы бизоньей травы (*Buchloë dactyloides*) и ядовитой остролодки (*Oxytropis pambertl*) (по Уиверу и Клементсу)

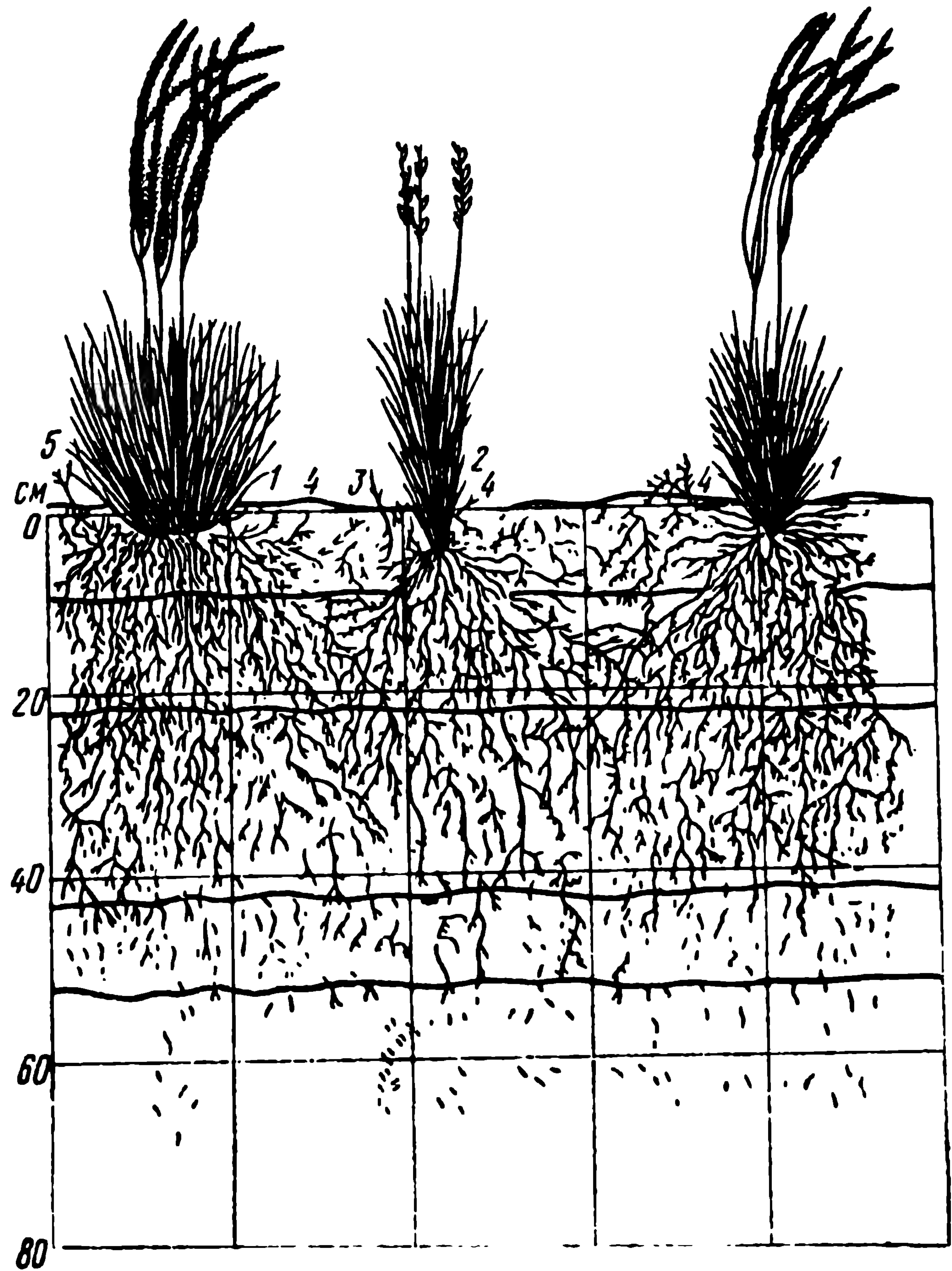


Рис. 43. Вертикальная проекция через растительный покров полупустыни (по Шалыту):

1 — *Stipa lessingiana*, 2 — *Agropyron desertorum*, 3 — *Kochia* [illegible], 4 — *Artemisia* [illegible], 5 — [illegible]

Нередко корневые системы смыкаются в таких сообществах, где надземные части растений разобщены. Так, на рис. 43 представлена вертикальная проекция в одной из ассоциаций полупустыни. Это ассоциация *Stipa lessingiana* + *Agropyron desertorum* + *Artemisia sublessingiana* на светлокаштановой слабосолонцеватой щебнистой маломощной почве.

Иногда, например на щебнистых склонах, происходит дифференциация корневых систем: образуются корни абсорбирующие и прикрепляющие (рис. 44).

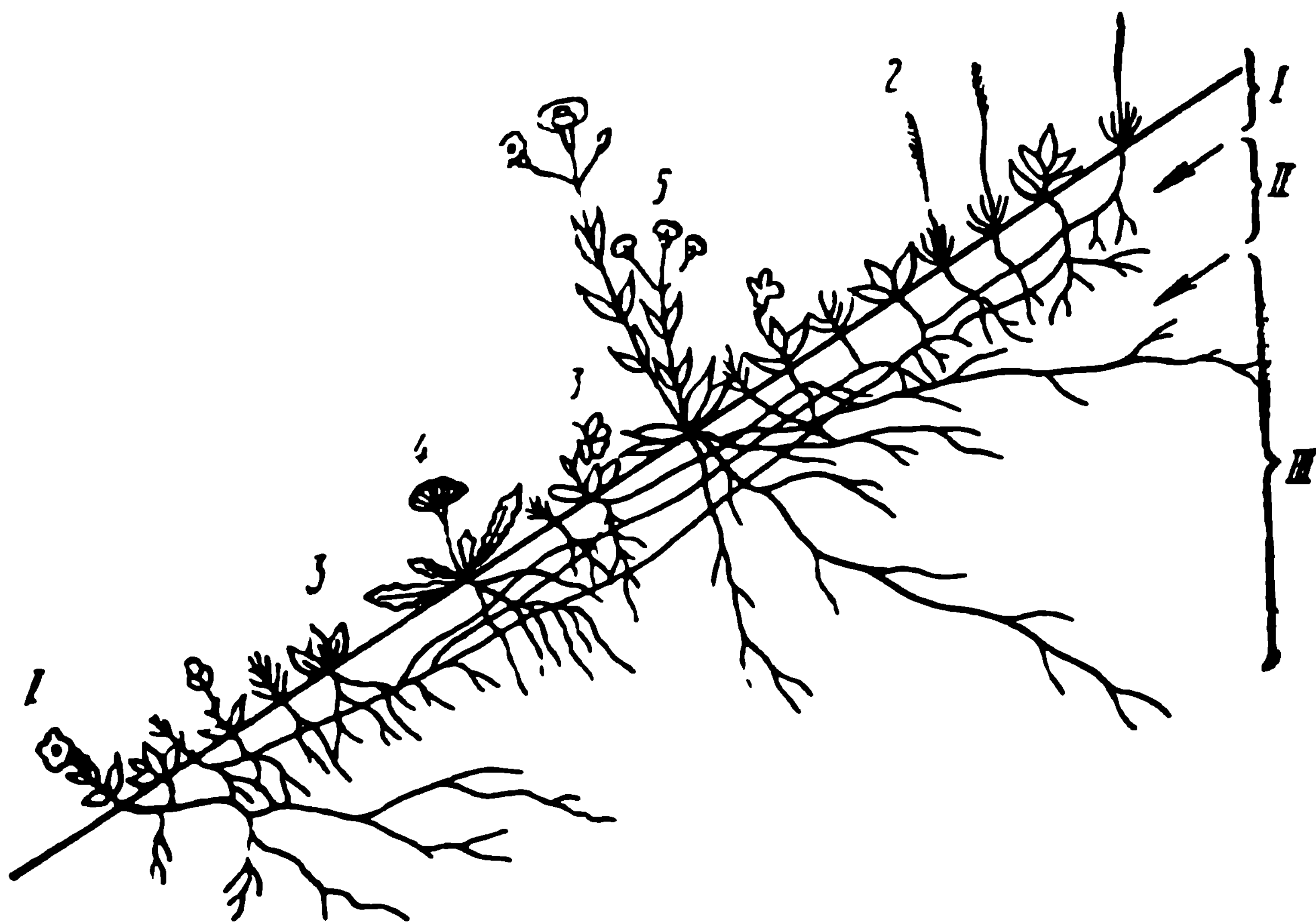


Рис. 44. Корневые ярусы в ассоциации ярутки (*Thlaspi*) на осыпи из гравия на высоте 2260 *м*, Швейцарские Альпы (по Женни-Липс):

1 — *Thlaspi rotundifolium*, *2* — *Trisetum distichophyllum*, *3* — *Viola cenisia*, *4* — *Leontodon montanus*, *5* — *Silene*; *I* — горизонт крупного гравия, *II* — горизонт абсорбирующих корней, *III* — горизонт прикрепляющих корней

Сложен вопрос о ярусном распределении водных растений: одни из них свободно плавают на поверхности воды (нейстон) или в ее толще (планктон), другие прикрепляются к поверхности грунта, третьи укореняются в грунте водоема. Так, например, ассимилирующие органы белой кувшинки и малой ряски находятся на поверхности воды, но слоевища ряски свободно плавают на поверхности, а листья кувшинки отходят от корневищ, находящихся в толще грунта. Точно так же вегетативные органы пузырчатки, рдеста блестящего и харовой водоросли могут находиться на одной и той же глубине в толще воды, но пузырчатка — свободноплавающее растение, рдест имеет корневище в толще грунта, а харовая водоросль прикрепляется к поверхности грунта.

Для водных растений следует выделять ярусы прикрепленных видов, указывая глубины, на которых располагаются листья растений, образующих эти ярусы, и ярусы свободноплавающих видов. Очевидно, некоторые планктонные огранизмы, не связанные с определенными глубинами, занимают в фитоценозах положение, аналогичное тому, которое занимают межъярусные эпифиты в наземных фитоценозах.

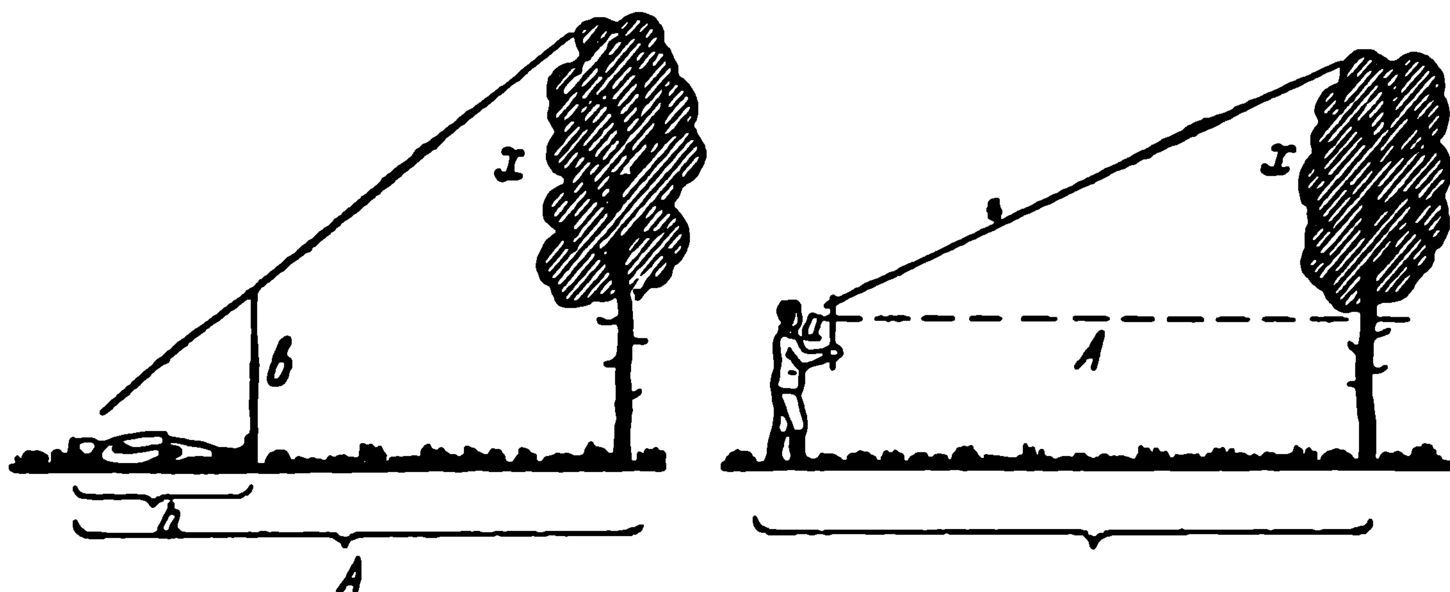


Рис. 45. Глазомерное определение высоты дерева (по Алехину)

При изучении надземной ярусности сообществ сначала глазомерно намечают нижнюю и верхнюю границы каждого яруса, затем определяют эти границы, измеряя высоту растений, образующих своими верхушками эти границы. В дальнейшем при составлении списка видов фитоценоза для каждого растения указывают его принадлежность к тому или иному ярусу. При более детальных исследованиях сообщества, кроме того, измеряют отдельные экземпляры того или иного вида. Обычно измеряют наибольшие, наименьшие и средние по размерам экземпляры. У деревьев измеряют также высоту прикрепления крон.

Высоту небольших растений измеряют линейкой, а высоких деревьев — при помощи специальных приборов — эклиметров (угломеров) и высотомеров, а также обыкновенной линейкой с делениями или глазомерно. Визируя эклиметром вершину дерева, определяют угол между визирной линией и отвесом, а зная расстояние между наблюдателем и деревом, вычисляют высоту дерева по правилам вычисления треугольников.

Линейку держат вертикально перед глазом наблюдателя на вытянутой руке, визируя ее верхним концом вершину дерева (рис. 45).

Высоту дерева x вычисляют по формуле

$$x = \frac{An}{a} + h,$$

где A — расстояние от наблюдателя до дерева; n — число делений на линейке между визирной линией от глаза наблюдателя на вершину дерева и горизонтальной линией; a — расстояние от глаза наблюдателя до линейки; h — рост наблюдателя до уровня глаз.

На рис. 44 показано также глазомерное определение высоты дерева на основании следующих данных: A — расстояние от глаза наблюдателя до основания ствола дерева; h — рост наблюдателя; b — длина заранее вымеренной палки; x — высота дерева. Согласно пропорции $x : b = A : h$

$$x = \frac{Ab}{h}.$$

При глазомерном способе определения высоты дерева на стволе намечают какую-либо точку, находящуюся на высоте 1, 2 или 3 *м*, затем, отойдя от дерева, мысленно откладывают это расстояние вверх по стволу, полученное удвоенное расстояние мысленно вновь откладывают по стволу и так поступают до тех пор, пока не останется некоторое расстояние до вершины, на котором следующая удвоенная величина уже не укладывается. После этого определяют на глаз длину последнего отрезка и получают общую высоту дерева. При некотором навыке этот способ дает вполне удовлетворительные результаты.

При анализе распределения массы корней по горизонтам почвы (Шалыт, 1960) применяют несколько методов исследования: ручную отборку, просеивание или отмывку корней и других подземных органов из определенного объема почвы по почвенным слоям или по генетическим горизонтам. При этом отбирают корни всех видов вместе, но в дальнейшем иногда разбирают подземные корни растений по видам. Почву для исследования подземных частей растений берут в виде монолитов со все возрастающих глубин или последовательно выкапывают образцы почвы с нарушенным строением из почвенной ямы. Иногда используют буры, с помощью которых иногда захватывают сразу по 4000—5000 *см*² почвы и более. Кроме того, можно проводить количественный учет корней на стенке траншеи, предварительно очищенной (Раменский, 1952). При этом корни распределяют по группам (например, толстые, средние, тонкие, очень тонкие). Для более точных подсчетов используют рамку с натянутой сеткой, разделенной на ячейки (5×5 *см* — для травянистых и 10×10 *см* — для древесных растений).

Менее точные результаты дает определение суммарной длины корней отдельных особей того или иного вида растений.

Для качественной характеристики корневых систем применяют постепенное раскапывание подземных частей растений с последующим фотографированием или зарисовкой.

Для изучения размещения корневых систем в горизонтальном направлении, имеющего значение для характеристики различных подземных ярусов, зарисовывают и определяют проекции этих корней. Для этого, осторожно удалив с поверхности почвы мертвую подстилку, снимают почву послойно до начала залегания корней или корневищ, очищают щеткой подземные части растений от почвенных частиц и затем определяют и зарисовывают проекции корней на определенных глубинах (например, 2,5; 5; 10 *см* и т. д.). Можно и здесь использовать рамку с сеткой разделенной на ячейки 10×10 *см*.

Детали исследования корневых систем прекрасно изложены М. С. Шалытом (1960).

Среди ярусов сообщества выделяют главный, который определяет условия существования в фитоценозе. В надземной части фитоценоза главным ярусом обычно бывает один из верхних: или верхний древесный, или наиболее сомкнутый древесный в лесах, наиболее сомкнутый травяной — на лугах и в степях и т. д. Однако в некоторых случаях главным ярусом (в который входит эдификатор фитоценоза) оказывается нижний, например ярус сфагновых мхов на торфяном болоте.

Р. Хульт (Hult, 1881) установил, что некоторые ярусы могут в малоизмененном виде входить в состав нескольких фитоценозов. Так, ярус с господством брусники может встречаться в лесу из европейской ели, в лесу из сибирской ели и даже в лесу из обыкновенной сосны. Эти ярусы Хульт предложил называть связующими. По экологическим условиям местообитания ельник со сфагновым покровом ближе к сосняку со сфагновым покровом, чем к ельнику-брусничнику или к ельнику-кисличнику. Сосняк со сфагновым покровом ближе к ельнику со сфагновым покровом по экологическим условиям местообитания, чем к сосняку с лишайниковым покровом. На основе этого финские исследователи, в частности А. Каяндер (Cajander, 1909), считают, что травяно-кустарничковый и моховолишайниковый покровы в лесу служат показателями биологической равноценности местообитаний. Такие ассоциации, в которых одинаковы все ярусы, кроме главного (т. е. в лесу — кроме древесного), шведские фитоценологи предложили называть ассоциациями-близнецами, а объединение таких ассоциаций-близнецов Н. Я. Кац (Katz, 1929) предложил называть близнецовым рядом. Так, ельник-кисличник, сосняк-кисличник, лиственничник-кисличник представляют собой ассоциации-близнецы, а кисличники в целом — близнецовый ряд. Такое объединение ассоциаций, подчеркивающее сходство их местообитаний, в которых развиты ассоциации-близнецы, в ряде случаев целесообразно.

Б. А. Келлер (1914) отмечал, что в тайге Алтая моховой покров определенного состава может не только находиться, сохраняя свои существенные черты, под пологом хвойных пород — сосны, ели, лиственницы, но и сохраняться под пологом кустарниковой круглолистной березки. Можно добавить, что сходный состав мохового яруса может наблюдаться и в моховых тундрах, где древесно-кустарниковые ярусы отсутствуют полностью. Поэтому некоторые авторы считают, что на границе леса и тундры фитоценозы формируются путем механического «наложения» (инкумбации, как это явление назвал Сочава, 1930) древесного яруса на моховую тундровую растительность.

Представление о связующих ярусах в понимании Хульта сближается с идеями эстонского ботаника Т. М. Липпмаа (Lippmaa, 1933, 1935, 1938; Липпмаа, 1946). Он также выделял единицы, входящие в малоизмененном или неизмененном виде в состав различных сообществ. Сначала он назвал их одноярусными ассоциация-

ми, а затем стал именовать их синузиями, а соответствующу пологическую единицу — унионом. Т. Липпмаа считал, что иı эти синузии представляют элементарные единицы растител покрова, а многоярусные фитоценозы — производные единиць стоящие из нескольких синузий.

Представление о полной самостоятельности связующих я неверно. Во-первых, при их детальном изучении, вероятно, не жется полного сходства между связующими ярусами в разлı фитоценозах, во-вторых, их самостоятельность относительна и ясняется тем, что под пологом разных древесных пород могу' даться сходные условия. Каждый ярус, входящий в состав фı ноза, оказывает влияние на другие ярусы и в свою очередь пс гается их влиянию. Поэтому фитоценоз необходимо рассматр как нечто целое, а ярусы фитоценоза — как его структурные ' которые в некоторых случаях могут быть относительно самс тельными.

МОЗАИЧНОСТЬ

Обычно фитоценоз не бывает совершенно одинаковым на своем протяжении. В лесу отличают участки под кронами дер и более осветленные, на болотах — кочки и пространства межд ками, в степях — дерновины ковыля со всеми связанными с дерновинами растениями и участки между дерновинами и т кие участки, различающиеся друг от друга по особенностям ения растительного покрова, называются микроценозами (Б 1953), или микрофитоценозами (Лавренко, 1959). А. А. Грос (1929) называл их микроассоциациями, а П. Д. Ярошенко 1961) и др. — микрогруппировками. Последние два термина удачны, так как ассоциация — таксономическая, типологичс единица, а здесь речь идет о конкретных участках растительı под группировкой же, как будет показано далее, понимаетс ределенная стадия в развитии фитоценоза. Еще менее удачен меняемый М. И. Сахаровым (1950) термин «ценоэлемент», пос ку он используется в совершенно другом смысле.

Следует подчеркнуть, что каждый микроценоз охватывае ярусы того участка, на котором он развит, со всеми образующи растениями, включая и эпифиты, и лианы, и почвенные водор В связи с этим неправильно выделение эпифитных микроце

sorba officinalis + *Sanguisorba parviflora* (рис. 46). Эти микроценозы образуют небольшие пятна по 4—10 *м*² каждое, сочетание которых и дает мозаичное строение фитоценоза.

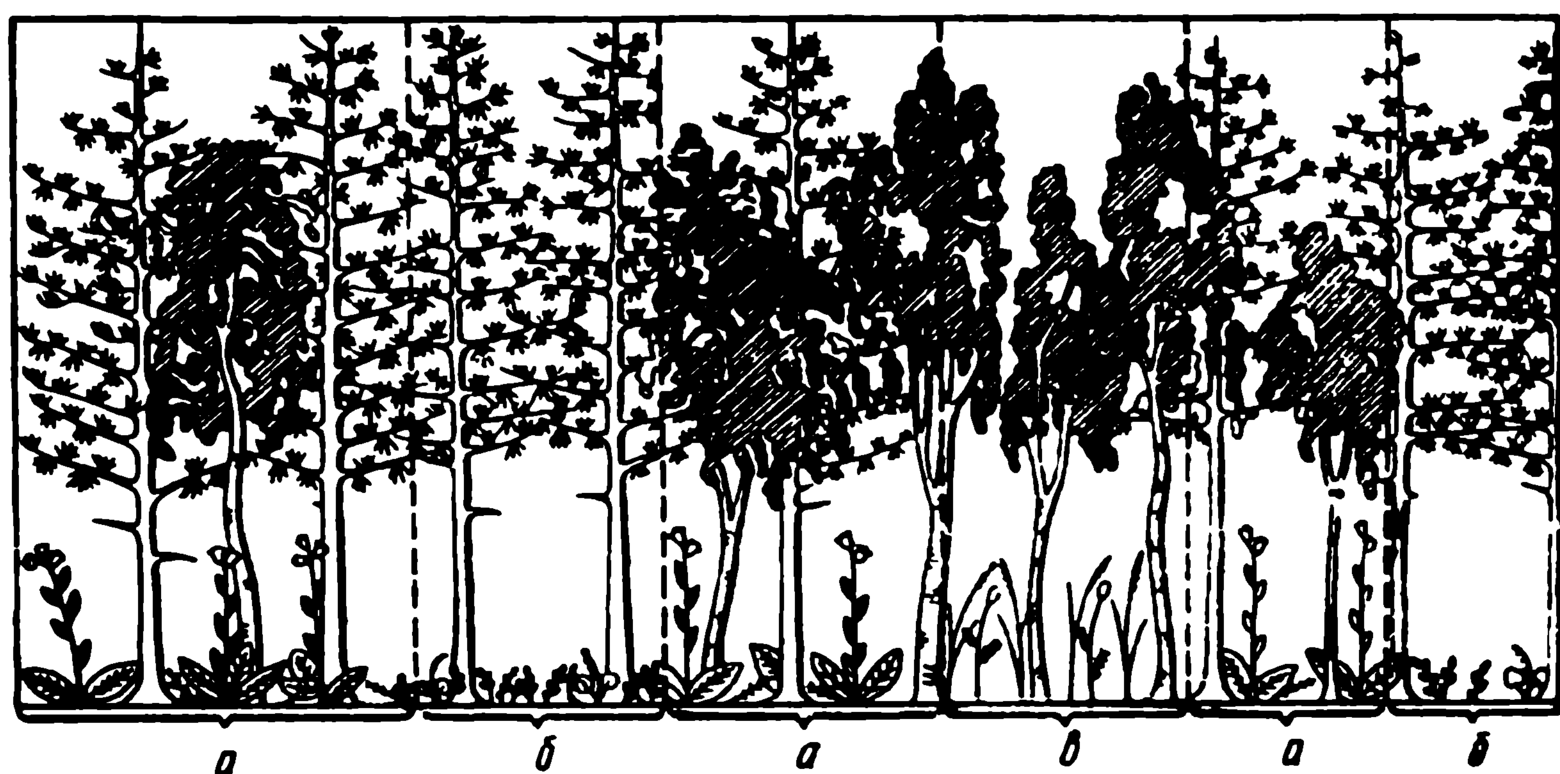


Рис. 46. Фрагмент березово-лиственничного леса близ Джалинды (верхнее Приамурье) с тремя типами микроценозов (по Ярошенко) Обозначения микроценозов в тексте

Причины мозаичности разные. Чаще всего это неравномерность условий существования, вызванная жизнедеятельностью тех или иных растений: различия в затенении, химизме и физических особенностях опада, в нанорельефе. Иногда это результат деятельности животных, выбрасывающих на поверхность почву из глубоких горизонтов (землерои) или нарушающих в некоторых участках обычный строй растительного сообщества (грызуны). Нередко мозаичность связана со способом роста тех или иных растений, образующих кочки или куртины. Так, высокие кочки, образуемые осокой дернистой на болотах, способствуют возникновению весьма разнообразных микроценозов на вершинках, на склонах и в понижениях между кочками. Микроценозы могут быть связаны и со способами разрастания и расселения отдельных видов, образующих фитоценоз. В этом случае участки микроценозов развиваются на ровных пространствах, совершенно не отличимых друг от друга ни по нанорельефу, ни по механическим особенностям почв. Впоследствии такие различия появятся, но на первых этапах развития мозаичности они могут быть незаметными.

Нередко мозаичность развивается одновременно с развитием фитоценоза или несколько отстает в развитии от фитоценоза и появляется позже его возникновения. Наконец, она может явиться результатом смыкания ранее разобщенных микроценозов, постепенно путем слияния образующих мозаичный фитоценоз (Ярошенко, 1961).

Мозаичность — горизонтальное расчленение внутри фитоценоза — не всегда легко отличить от комплексности — сочетания участков различных сообществ.

Е. М. Лавренко (1951, 1952) считает, что эти явления помогают различить два признака: размеры пятен и характер влияния друг на друга растений в пятнах. При мозаичности размеры пятен измеряются дециметрами или немногими метрами, при комплексности — несколькими метрами или десятками метров. При мозаичности растения, обитающие в разных пятнах, постоянно взаимодействуют, в то время как при комплексности такое взаимодействие наблюдается лишь на границах пятен. Однако, как указывает П. Д. Ярошенко (1961), этих двух признаков зачастую бывает недостаточно. Сущность критерия, предложенного П. Д. Ярошенко, заключается в том, что при мозаичности каждое пятно представляет один единственный микроценоз, а при комплексности каждое пятно в свою очередь состоит из микроценозов, т. е. комплексность — более сложное явление, чем мозаичность (рис. 47).

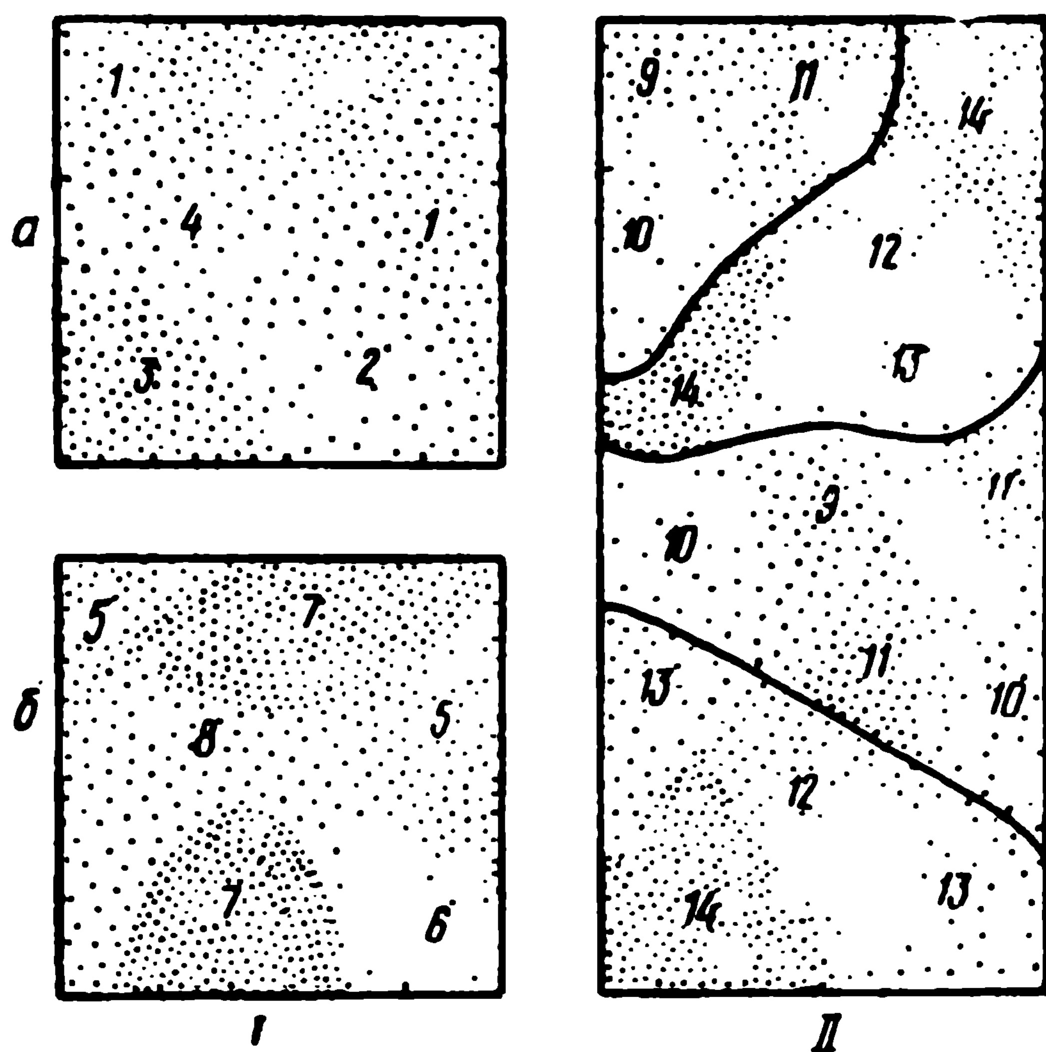


Рис. 47. Схема мозаичности и комплексности: *I* — мозаичность: а) плавная — в одном сообществе с микрогруппировками *1, 2, 3, 4;* б) контурная — в одном сообществе с микрогруппировками *5, 6, 7, 8; II* — комплексность: комплекс сообщества с мозаикой микрогруппировок *9, 10, 11* и сообщества с мозаикой микрогруппировок *12, 13. 14* (по Ярошенко)

Мы полагаем, что присутствие общего эдификатора на разных участках, т. е. влияние одного вида на остальные, — наиболее надежный признак, по которому мозаичность отличается от комплексности. Остальные перечисленные признаки не всегда оказываются в наличии.

Мозаичность может быть зачаточной, неясной (всегда в одновидовых фитоценозах и на начальных стадиях развития многовидовых фитоценозов), и отчетливой (в многовидовых фитоценозах). Последняя бывает плавной, с нерезкими границами микроценозов, и контурной, с относительно резкими границами[1]. Типологическая единица, соответствующая микроценозу, может быть названа «тип микроценоза», или «микроассоциация».

Часть биогеоценоза, соответствующая микроценозу, включающая не только растения, но и животных, почвы, особенности нано-

---

[1] Л. Г. Раменский (1937) говорил о плавной и контурной «пестротности» растительного покрова.

рельефа и вариации микроклимата, называется парцеллой (Дылис, Уткин и Успенская, 1964).

СИНУЗИАЛЬНОСТЬ

Вероятно, нет ни одной категории явлений, характеризующих структуру фитоценоза, представления о которых были бы столь резноречивыми, как синузии.

Понятие «синузия» было введено в науку Х. Гамсом (Gams, 1918).

Синузия, по Гамсу, есть совокупность (объединение, группа) особей одного вида (синузия первого порядка) или сходных видов (синузии второго и третьего порядков). Синузия второго порядка (до некоторй степени абстрагированная единица) — совокупность особей разных видов, относящихся к сходной жизненной форме. Точного определения жизненной формы Гамс не дает, но, судя по приводимым им примерам, он считал возможным относить к одной жизненной форме психрофильные мхи, лишайники и кустарнички. Виды, образующие синузию второго порядка, должны расти совместно и регулярно встречаться в данном сочетании. Примеры синузий второго порядка — кленово-дубовый древостой широколиственного леса, травостой пырейно-ежового луга или совокупность популяций психрофильных мхов (психрофильных лишайников) и психрофильных кустарничков-хамефитов в нижних ярусах леса.

Синузия третьего порядка — совокупность видов, совместно образующих либо ярус, либо два-три близких яруса в сложном фитоценозе, либо одноярусное или малоярусное сообщество. При этом виды, входящие в синузию третьего порядка, относятся к различным классам жизненных форм. Относительная самостоятельность таких синузий подтверждается и тем, что данный ярус или сочетание ярусов может выступать и отдельно как фитоценоз, например мохово-кустарничковая синузия соснового леса способна существовать на пустоши самостоятельно.

Популяции отдельных видов (синузии первого порядка) могут составить синузию второго порядка (например, психрофильных мхов, лишайников и хамефитов) и вместе с другой синузией второго порядка (например, травянистых мезофильных и мезопсихрофильных гемикриптофитов) — синузию третьего порядка. Виды, образующие синузию третьего порядка, должны регулярно встречаться в данном сочетании при сходной обстановке.

Таким образом, синузии могут быть диффузно смешанными в одном и том же пространстве.

Неопределенность понятия синузии в дальнейшем вызвала различные его толкования.

Т. Липпмаа объединял синузии, сходные по комплексу признаков, из которых важнейшие — ядро характерных видов, определенный состав жизненных форм и определенная экология, — в один унион. Таким образом, унион — это типологическая единица синузий.

Синузии и унионы свойственны гомогенной и относительно стабилизированной растительности, т. е. находящейся в равновесии с условиями местообитания[1].

Постепенно выявилось два направления в понимании синузий. Одно из них, представленное В. В. Алехиным, Г И. Дохман и другими исследователями, рассматривает синузию как экологическое понятие. Так, В. В. Алехин понимает синузию как группу экологически близких видов в фитоценозе. В этом понимании синузия не является структурной единицей сообщества. Она может совпадать со структурной единицей (например, с ярусом), но может и не совпадать с ней.

Второе направление, широко распространенное среди геоботаников Советского Союза и ряда зарубежных стран, несомненно, берет свое начало от «обществ» (society) англо-американских исследователей и «общежитий» Б. А. Келлера. Эта точка зрения развивалась В. Н. Сукачевым, развивается в настоящее время П. Д. Ярошенко, Н. А. Миняевым и др. Согласно этой точке зрения синузии имеют по преимуществу структурное значение в фитоценозах. Ф. Клементс (Clements, 1928) и А. Тенсли (Tansley, 1946) применяли термин «общество» для обозначения куртин одних видов внутри сообщества, характеризующегося преобладанием других видов. Такое «общество» может включать несколько ярусов, образованных видами, не обязательно относящимися к одной и той же жизненной форме. Б. А. Келлер (1963) писал, что «общежития на одном местообитании, входящие в состав одного общества, могут сменять друг друга не только в пространстве, но и во времени, и в первом случае не только в вертикальном, но и в горизонтальном направлении».

В. Н. Сукачев определял синузии следующим образом (1957): синузии — это «структурные части фитоценозов, характеризующиеся определенным видовым составом, определенным экологическим характером видов, их составляющих, и пространственной (или во времени) обособленностью, а следовательно, и особой фитоценотической средой (микросредой), создаваемой растениями данной синузии». Сходное определение дает и А. П. Шенников (1964): «Такие структурные части фитоценоза, отграниченные в пространстве (занимающие особую экологическую нишу), отличающиеся одна от другой в морфологическом, флористическом, экологическом и фитоценотическом отношениях, называют синузиями».

При таком понимании синузий подчеркиваются их фитоценотические и экологические отличия от других подобных сочетаний растений, но не обращается внимание на экологическую однородность их состава. Поэтому синузиями в таком понимании будут и структурно обособленные ярусы, и части ярусов, и микроценозы, и сочетания эпифитов, и, наконец, группы растений с одинаковой фенологией, например эфемеров, дающих аспект.

Несколько иначе рассматривает их Н. А. Миняев (1963). Он указывает, что синузия есть простейшая растительная группировка,

[1] Учение о синузиях Т. Липпмаа изложил и развил Х. Х. Трасс (1964).

характеризующаяся конкурентными отношениями между особями, входящими в ее состав, отношениями, возникающими в силу борьбы за существование, и далее поясняет, что «экологическая близость индивидуумов, составляющих синузию, есть биологическая предпосылка создания и существования синузии». Таким образом, здесь подчеркивается экологическая общность растений, образующих синузию. Б. Н. Норин (1965) полагает, что «синузией будет пространственно обособленная, однородная, одноярусная, сомкнутая в надземных или подземных частях группировка растений». Это определение менее удачно, так как синузии могут быть образованы внеярусными растениями (фитопланктон, эпифиты, лианы, почвенные водоросли и пр.), кроме того, вряд ли можно признак сомкнутости, связанный как с условиями среды, так и с экологическими особенностями самих растений, класть в основу выделения синузий. Кроме того, в определении следовало бы подчеркнуть, о какой однородности идет речь. По-видимому, нужно иметь в виду экологическую однородность растений, образующих синузию. В обоих определениях — Н. А. Миняева и Б. Н. Норина — применяется термин «группировка», чего не следует делать, так как под группировкой следует понимать определенную стадию развития растительного сообщества.

Работы упомянутых авторов содержат последовательный анализ синузиального сложения растительного покрова тундры (Миняев) и лесотундры (Норин).

Предложение Н. А. Миняева понимать синузию как типологическую единицу, а в качестве конкретных единиц, типом которых и является синузия, применять термин «насаждение» неудачно. Этот термин давно уже употребляют лесоводы в совершенно ином смысле и вряд ли следует менять его значение.

Таким образом, в понимании синузии намечаются два подхода: синузия — понятие экологическое, оно охватывает растения, относящиеся к одной жизненной форме в сообществе; синузия — понятие структурное. Сторонники последней точки зрения понимают под синузией либо любую хоть сколько-нибудь обособленную часть сообщества (Сукачев и его последователи), либо только те структурные части, которые сложены экологически однородными растениями. Последнюю точку зрения развивают Н. А. Миняев, по-видимому, Б. Н. Норин и особенно последовательно П. Д. Ярошенко (1961), который указывает, что в понятие «синузия» следует вкладывать оба признака: «и целостность в смысле структуры, и более или менее значительную однородность жизненных форм». При таком понимании синузией будет не любая структурная часть фитоценоза, а только такая, которая образована растениями, сходными в экологическом отношении, в чем ее основное отличие от микроценоза. Если микроценоз, охватывающий все ярусы фитоценоза, в силу этого почти всегда представляет совокупность экологически разнородных растений и только в одноярусном сообществе может быть с известным приближением оценен как экологически однородный (если единственный ярус этого одноярусного

сообщества сложен растениями, относящимися к одной жизненной форме), то синузия всегда экологически однородна (при пространственной или временной отграниченности). Эта точка зрения представляется нам наиболее правильной и позволяет внести некоторый порядок в понимание термина «синузия».

Синузией могут быть: ярус, составленный растениями, относящимися к одной жизненной форме, если он однороден на всей территории, занятой фитоценозом; часть яруса в пределах участка, занятого микрофитоценозом, если весь ярус неоднороден и в различных микрофитоценозах, образующих данное сообщество, представлен растениями, относящимися к различным жизненным формам; совокупность эпифитов, относящихся к одной жизненной форме в пределах всего фитоценоза, если отсутствуют вариации в их экологических особенностях, или на протяжении микроценоза, если в разных микроценозах эпифиты представлены разными жизненными формами; совокупность растений, обусловливающих аспект, характеризующихся развитием в одни и те же сроки; наконец, в некоторых случаях (в одноярусных фитоценозах) синузия может совпадать с микрофитоценозом.

Таким образом, приобретают определенность и понятие «синузия» и понятие «микрофитоценоз».

Следует, очевидно, отказаться от применения понятий «синузия первого порядка» (как совпадающего с представлением о популяции вида в фитоценозе), «синузия третьего порядка» (как в достаточной степени неопределенного). Вряд ли следует придерживаться и экологической точки зрения на существо синузии, поскольку это понимание не дает ничего нового для познания структуры фитоценоза, так как при этом синузия (второго порядка) оказывается не чем иным, как совокупностью растений, относящихся к одной жизненной форме в фитоценозе, и в силу неопределенности обьема самого понятия о жизненной форме весьма аморфна.

КОНСОРТИВНОСТЬ

В биоценозе помимо ярусов, микроценозов и синузий существует еще один тип структурных единиц — консорции.

Как указывал Л. Г Раменский (1952): «Анализируя биоценозы в аспекте обмена веществ, мы легко придем к выводу, что помимо синузий и общеизвестных цепей питания целесообразно выделить в ценозах также сочетание разнородных организмов, тесно связанных друг с другом в их жизнедеятельности известной общностью их судьбы (консортивные группы или консорции). Такова, например, древесная порода (ель, береза, липа, дуб) со свойственными ей паразитами, сапрофитами, эпифитами (лишайники, мхи), симбионтами (микориза, микробы ризосферы и др.), вредителями, переносчиками пыльцы, семян и т. д. Без выделения и изучения консорций наше знание биоценозов не будет полным и законченным». Сходное представление о консорциях было развито и В. Н. Беклемишевым (1951).

Основу консорции, как указывает Т. А. Работнов (1969), составляет популяция самостоятельно существующего (т. е. не эпифита и пр.) в пределах фитоценоза автотрофного растения. Кроме того, в состав консорции входят (с дополнениями Арнольди и Лавренко, 1960): гетеротрофные цветковые растения, паразитирующие на особях данного вида; растения-полупаразиты; грибы-паразиты; микоризообразователи; паразитические и симбиотические бактерии; микроорганизмы (грибы, бактерии) ризосферы; эпифиты из высших растений, лишайников и водорослей; животные-фитофаги (насекомые, клещи, черви), постоянно или временно живущие в тех или иных органах или на их поверхности, и питающиеся за счет особей данного вида растения; животные-фитофаги или собиратели пыльцы и нектара, существующие за счет растения, но непосредственно на нем не живущие. К животным, входящим в состав консорции, следует присоединить также переносчиков семенных зачатков растения (что не всегда совпадает с потреблением семян и плодов в пищу) и животных, устраивающих жилище внутри данного растения или на его поверхности.

По-видимому, могут быть консорции ведущие, связанные с доминирующими видами растений, и второстепенные, связанные с видами, не играющими значительной роли в сообществе.

Как показал В. В. Мазинг (1966), иногда за основу консорции целесообразно принимать не один вид, а группу близких в систематическом и экологическом отношении видов, практически не различающихся по составу организмов, связанных с ними. Таковы, например, сфагновые мхи.

Следовательно, один и тот же вид растения или животного может входить в состав различных консорций, если его особи связаны с несколькими видами растений, образующих основу консорций.

В состав консорций следует включать только виды, непосредственно связанные с данным растением, представляющим основу консорции. На это обращал внимание и Л. Г Раменский, призывавший к выделению консорций помимо «общеизвестных цепей питания». Поэтому В. В. Мазинг и Т. А. Работнов, включающие в состав консорций и животных, поедающих растительноядные организмы, не правы.

ПЕРИОДИЧНОСТЬ (ФАЗЫ ВЕГЕТАЦИИ) РАСТЕНИЙ И СЕЗОННАЯ РИТМИКА ФИТОЦЕНОЗОВ. СМЕНА АСПЕКТОВ

Точно так же, как структурные особенности фитоценозов, в частности их ярусность, позволяют существовать на определенной площади значительному числу видов, различия в их сезонной ритмике приводят к возрастанию видовой насыщенности фитоценоза. Поэтому в сезонной ритмике также проявляется структура фитоценоза. Поскольку ритм развития разных видов растений неодинаков, структура фитоценоза не остается постоянной в течение сезона: одни растения начинают свое развитие в то время, когда другие

цветут, третьи завядают и т. д. Поэтому иногда явление неодновременного развития растений в фитоценозе образно называют ярусностью во времени (Алехин, 1938; Марков, 1962).

На рис. 48 показаны некоторые сезонные смены растительности северных степей на примере Стрелецкой степи под Курском.

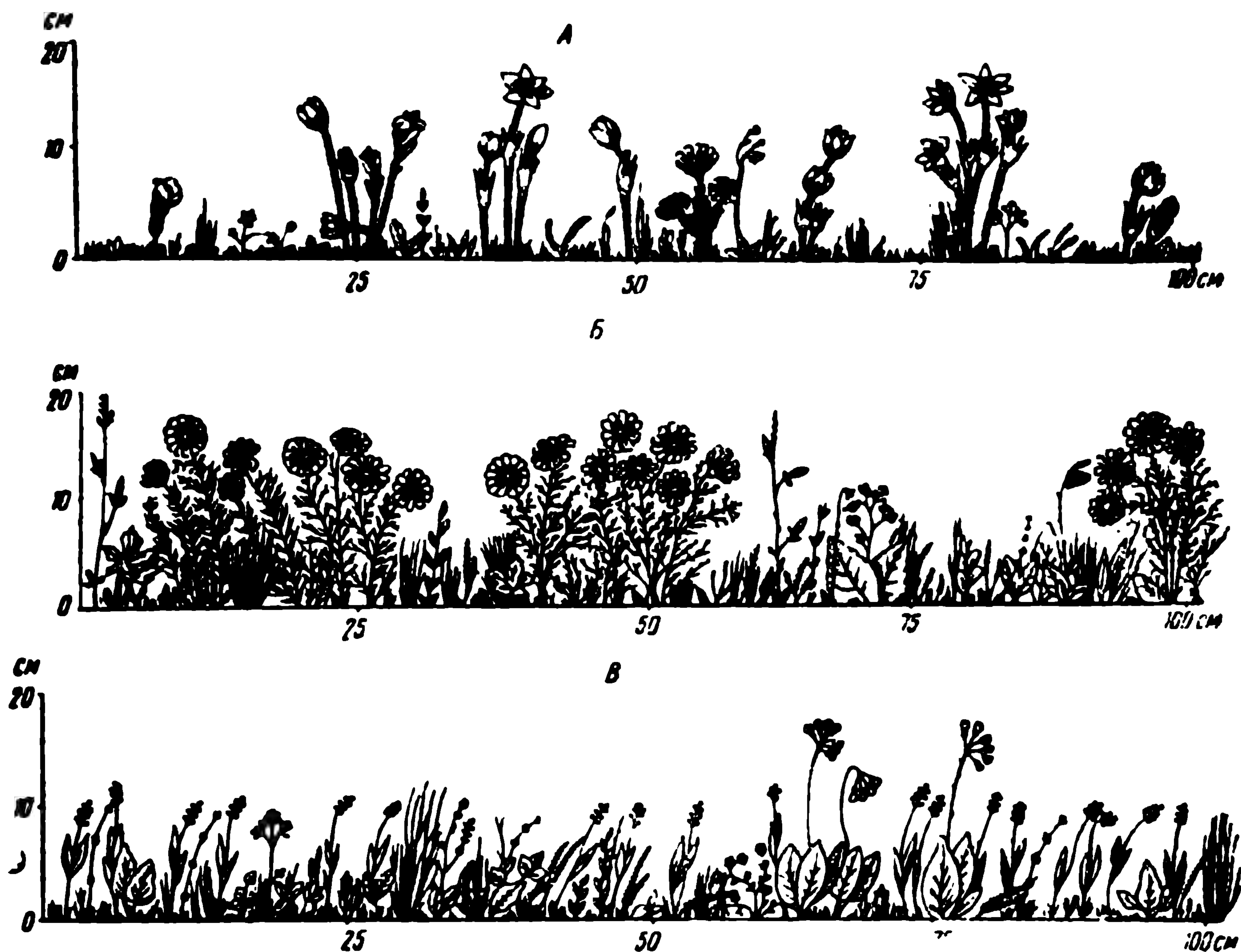


Рис. 48. Вертикальные проекции на Стрелецкой степи под Курском, длина участка 1 *м* (по Покровской)

Наверху (*А*) — аспект *Pulsatilla patens* на южном склоне. Начинают цвести экземпляры *Adonis, Primula, Viola hirta, Potentilla opaca*; бутоны у гиацинта (*Hyacinthus*), молодые листья у многих других растений. В центре и внизу — аспект *Adonis* + *Hyacinthus* там же, на плато. *Б* — участок с *Adonis*, цветет также *Primula*, видны листья *Salvia pratensis, Filipendula hexapetala, Veronica chamaedrys, Achillea setacea, Rumex acetosa* и др. *В* — участок с *Hyacinthus*, цветут также *Primula, Potentilla opaca*; видны листья *Salvia, Festuca sulcata, Thalictrum minus, Filipendula hexapetala* и др. Рисунки, сделанные в разных фитоценозах, соответствуют разным этапам сезонного развития растительности.

Сроки прохождения растениями в фитоценозах тех или иных фаз сезонного состояния определяются приспособлениями к изменениям общей метеорологической обстановки данного пункта в течение сезона; приспособлениями к изменениям фитоклимата (кли-

мата внутри фитоценоза) в течение сезона; особенностями самого растения, его наследственностью, связанной с условиями, характерными для места и времени происхождения этого вида.

Поэтому тот или иной вид может быть хорошо приспособлен к условиям существования в данном районе и в данном фитоценозе, а может сохранить в ритмике своего развития некоторые особенности, находящиеся в противоречии с современными условиями его существования и связанные с условиями существования той эпохи, когда возник данный вид, и того места, где он возник.

В умеренном поясе различают три основных типа растений по годовому ходу их ритмики. Впервые эти типы были установлены Дильсом (Diels, 1918) для многолетних растений буково-дубовых лесов Германии.

I. Растения с вынужденным зимним периодом покоя, которые, будучи помещены осенью в оранжерею или теплую комнату, растут непрерывно. К числу этих растений относятся, например, ясменник душистый (*Asperula odorata*) и пролеска многолетняя (*Mercurialis perennis*) из семейств мареновых и молочайных, широко представленных в лесах тропической зоны. Эти растения произошли из областей с климатом, не имеющим неблагоприятного периода для развития растений.

II. Растения, у которых период покоя начинается еще до летнего солнцестояния, т. е. до конца июня, а осенью очень легко нарушается даже при самом легком повышении температуры. К таким растениям относятся белушка (*Leucojum*), аройник (*Arum*), ятрышник (*Orchis*), чистяк (*Ficaria*) и многие луковичные растения из семейства лилейных. У родов, к которым принадлежат эти растения, наибольшее разнообразие видов наблюдается в Средиземноморье, т. е. в условиях климата с сухим летом и прохладной (но не холодной) и более влажной зимой.

III. Растения, у которых зимний период покоя настолько прочен, что они не способны развиваться ранее февраля. Иными словами, у этих растений органический период зимнего покоя. К этой группе растений относятся ландыш (*Convallaria*), купена (*Polygonatum*), а также ряд других родов или подродов, характерных для умеренной Евразии и Северной Америки. Таким образом, эти виды аутохтонные, т. е. возникли в том месте, где они обитают в настоящее время.

Не все растения полностью используют весь вегетационный период. Так, например, яблоня, цветущая в мае и плодоносящая в сентябре, а зимой находящаяся в состоянии покоя, представляет пример полного использования вегетационного периода. Яровая пшеница или яровой ячмень, начинающие желтеть уже в конце июля, используют вегетационный период неполностью.

Рассмотренные особенности периода покоя и ритма активной жизни растения зависят не только от современных условий, но очень тесно связаны с принадлежностью растения к тому или иному географическому элементу флоры (см. выше), тесно связаны с происхождением растений.

Изучением фенологии (прохождения растениями отдельных фаз сезонного состояния) в связи с происхождением растений занимался в СССР А. В. Кожевников (1929, 1931, 1937). Фенологические наблюдения позволяют выяснить сроки прохождения данным видом фенологических фаз в любых фитоценозах в различных географических пунктах по годам (в зависимости от метеорологической обстановки) и при разной степени воздействия человека на растения; соотношение между прохождением растениями данного вида фаз вегетативного и генеративного развития.

Полный цикл фенологических наблюдений над тем или иным видом может быть проведен только при стационарных работах, но и при однократном описании сообщества следует отмечать фенологическое состояние растения в момент описания, чтобы на основе серии таких наблюдений составить представление о прохождении видом фаз сезонного состояния. При регистрации фенологических фаз растений необходимо всегда помнить о неоднородности популяции, о том, что в каждый момент растения одного и того же вида в данном фитоценозе находятся в различном состоянии: одни из них цветут, другие вегетируют, третьи находятся на стадии проростков или ростков (проростками называют молодые растеньица, развивающиеся из семян и плодов, а ростками — молодые растеньица, развивающиеся из покоящихся подземных органов — луковиц, клубней, корневищ, корней; Лавренко, 1952).

Фенологические наблюдения над отдельными видами позволяют охарактеризовать сезонную ритмику фитоценоза в целом. Для обозначения фенологических фаз отдельных растений используют буквенные обозначения или значки.

А. П. Шенников (1928) предложил каждую фазу обозначать начальной буквой ее названия: в — вегетация, з — зацветание, ц — цветение, п — плодоношение, о — отмирание.

Более детальная система буквенных обозначений, в которой каждая фаза отмечается буквой, а подфаза — цифрой, была введена Е. М. Лавренко (1952): пр — проростки, р — ростки, вег — вегетативное состояние до выбрасывания соцветий, б — бутонизация и колошение, ц — цветение (начало — $ц_1$, полное — $ц_2$, отцветание — $ц_3$), п — плодоношение (незрелые плоды — $п_1$, зрелые плоды — $п_2$, осыпание плодов — $п_3$), цп — цветение-плодоношение (подфазы — $цп_1$, $цп_2$, $цп_3$), оп — осыпание плодов, отр — отрастание новых побегов после осыпания плодов, отм — отмирание надземных побегов, м — мертвые (сухие) надземные побеги.

В. В. Алехин (1925) предложил систему значков:

— — растение только вегетирует, находится в стадии розетки, начинает давать стебель и пр.;
Λ — растение выбросило стебель или стрелку и имеет бутоны;
) — растение в фазе расцветания, появляются первые цветки;
() — растение в полном цвету (● — растение дает основной аспект);
(— растение в фазе отцветания;
+ — растение отцвело, но семена еще не созрели и не высыпались;
— семена (плоды) созрели и высыпаются (отпадают);
〰 — растение вегетирует после цветения и высыпания семян.

Можно вместо этих значков применять и буквенные сокращенные обозначения: вег — вегетирует, бут — бутоны, зацв — зацветает, цв — цветет, отцв — отцветает, пл — плодоносит, пл. ос — плоды осыпались, вег. п. цв — вегетирует после цветения и т. д.

Б. А. Быков (1953) предлагает отмечать вегетативное и генеративное состояние растений отдельно различными значками (табл. 7).

ТАБЛИЦА 7

Обозначение основных фенологических состояний
(по Б. А. Быкову, 1953)

Вегетативное состояние	Обозначение	Генерати	Обозначение
В зачатках	з	Появление соцветий и спороносных листьев	соцв ↑
Всходы, почки	вс, пч Λ	Бутонизация и спорообразование	бт ⌒
Начало вегетации	нвг ↗	Начало цветения и спороношения	нцв)
Вегетация	вг —	Полное цветение и спороношение	пцв ○
Конец вегетации	квц ↘	Конец цветения и спороношения	кцв (
Перерыв вегетации, покой	пок =	Созревание плодов и спорангиев	созр +
Отмирание	отм V	Зрелые плоды и спорангии	пл, сп. ●
Мертвое растение	м ×	Генерация закончена	зак △
		Нет признаков генерации	нет ≡

Предложение Б. А. Быкова заслуживает внимания, так как позволяет для каждого вида раздельно показать состояние вегетативных и генеративных органов. Более удобны (легче запоминаются, проще воспроизводятся) буквенные обозначения.

Смена фаз сезонного состояния растений, образующих фитоценоз, может быть изображена при помощи так называемых фенологических спектров. Разные виды спектров детально охарактеризованы Н. Н. Бейдеман (1954).

При составлении фенологических спектров по горизонтальной оси откладывают месяцы года или декады. Одну за другой помещают изображенные тем или иным способом сменяющие друг друга во времени фазы сезонного состояния растений.

Х. Гамс (Gams, 1918) изображал период покоя у многолетников тонкой линией, а у однолетников не отмечал его. Увеличение ширины полосы, изображающей смену сезонного состояния растений, соответствует развитию растений. Наибольшей ширины полоса достигает в момент цветения, затем сужается, переходя при за-

тухание жизненных процессов в тонкую линию или обрываясь (рис. 49).

Такой спектр весьма нагляден и прост, но отдельные фенофазы не отделяются одна от другой.

А. П. Шенников (1928) предложил другой способ изображения фенологических спектров. Ширина полосы, характеризующей тот или иной вид, соответствует его встречаемости в фитоценозе (например, по 5 классам встречаемости: до 20, 21—40, 41—60, 61—80, 81—100%). Отрезки фенофаз, как обычно, располагаются слева направо — от весеннего пробуждения до осеннего увядания. Различные фазы обозначаются разными цветами или штриховкой. В нижней части каждой полосы находит отражение процент особей вида, не проходящих генеративных фаз, только вегетирующих (чем больше вегетирующих особей, тем шире эта нижняя часть полосы). В верхней части полосы показана та часть популяции вида, которая проходит генеративные фазы. Дата вступления в данную фазу отмечается на верхнем крае полосы, дата окончания (когда, например, замечены последние цветущие особи и т. д.) — на нижнем (если все особи проходят генеративные фазы) или на линии, отграничивающей изображение вегетирующих особей (если только часть популяции вида проходит генеративные фазы). Над спектром обозначают месяцы (римскими цифрами) и даты (арабскими цифрами), а также разграничивают смены аспектов в сообществе (вертикальными жирными линиями, рис. 50).

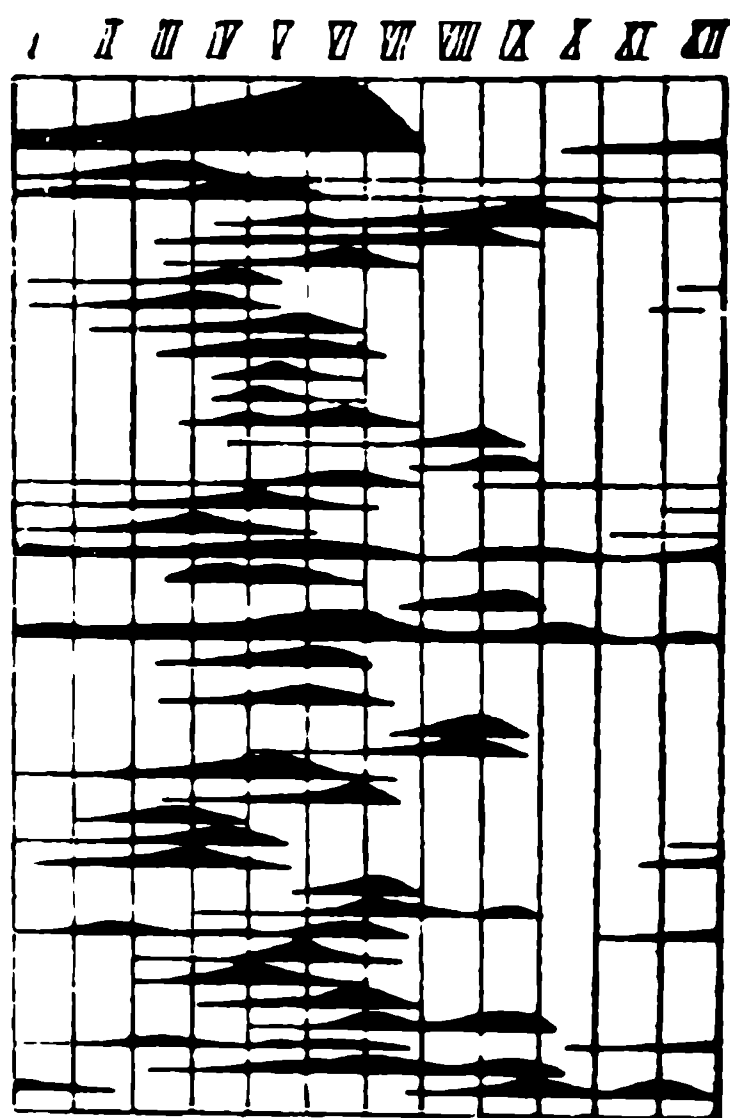


Рис. 49. Фенологический спектр ржаного поля в Швейцарии (по Гамсу). Вертикальные линии соответствуют месяцам

М. С. Шалыт (1946) составил спектры, на которых ширина полосы, изображающая фенологический спектр вида, пропорциональна не встречаемости, а проективному покрытию вида, что, вероятно, целесообразнее. Так как проективное покрытие меняется в зависимости от фазы сезонного состояния растения, меняется и ширина полосы в течение сезона (рис. 51).

А. В. Кожевников (1931) на спектрах сверху изображает прохождение растением генеративных фаз, снизу — вегетативных; ширина всех полос здесь одинакова (см. рис. 51).

При более детальном изучении растительности можно пользоваться графиком сезонного развития растений, предложенным И. Г. Серебряковым (1947) (см. также Бейдеман, 1954). Кроме

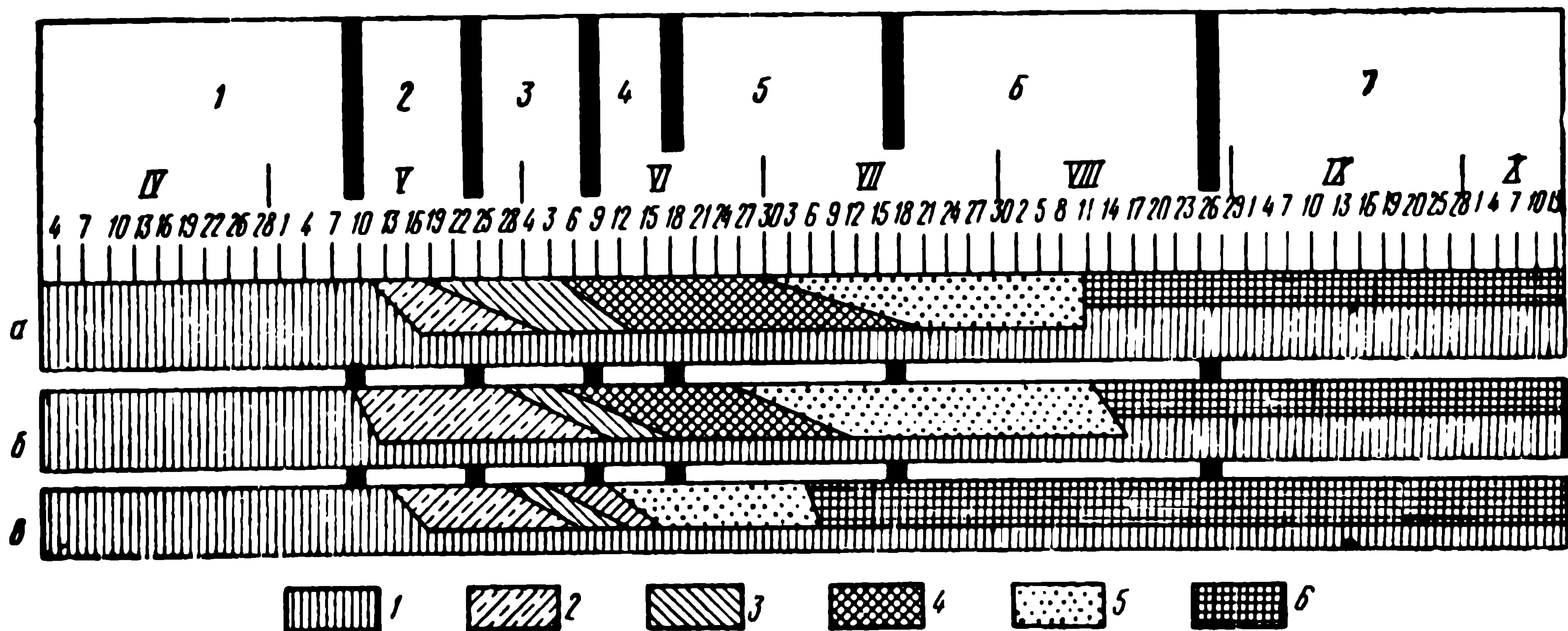


Рис. 50. Фенологический спектр трех растений из разнотравного лугового сообщества в пойме р. Вологды (по Шенникову, 1928):

1—*7* в верхней строчке — стадии фенологического развития сообщества. Римские цифры и арабские под ними — месяцы (апрель — октябрь) и числа. Растения: *а* — *Glechoma hederacea*, *б* — *Geum rivale*, *в* — *Taraxacum officinale*. Фазы: *1* — вегетации, *2* — бутонизация, *3* — цветение, *4* — созревание плодов, *5* — обсеменение, *6* — отмирание

обычных фенофаз автор наносит на график сроки образования почечных чешуй, зеленых листьев, зачатков соцветий и цветков и характер почек возобновления. Изменение листовой поверхности наносится в виде кривой, обычные фенофазы — значками, предложенными В. В. Алехиным. Развитие почек возобновления показывается значками, а период формирования почечных покровов, начало которого, как правило, приходится на лето предыдущего года, — пунктиром.

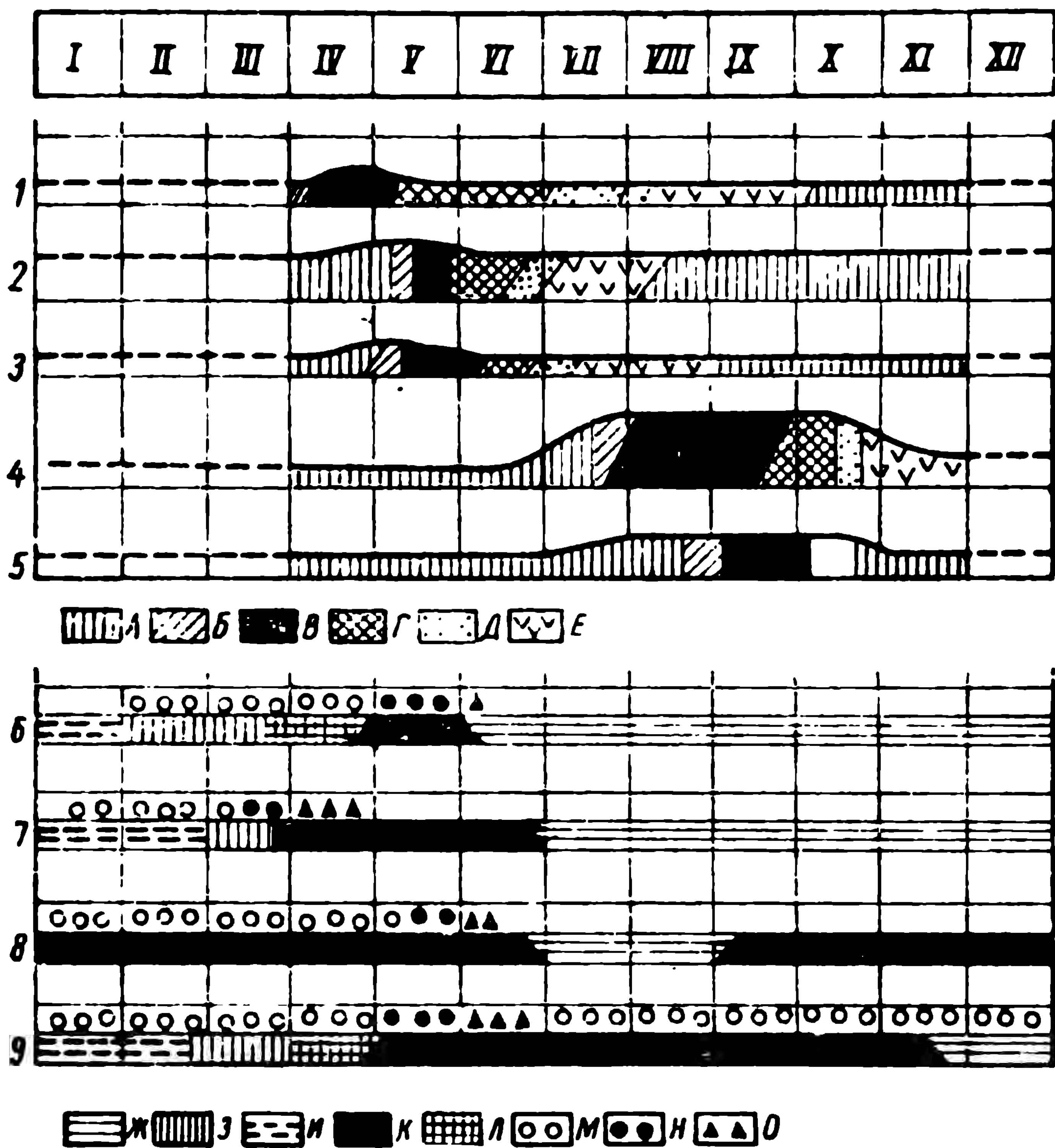


Рис 51. Различные типы фенологических спектров (вверху — по Шалыту, внизу — по Кожевникову). *А* — вегетативное состояние; *Б* — бутоны; *В* — цветение, *Г* — созревание плодов; *Д* — обсеменение; *Е* — отмирание; *Ж* — покой; *З* — развертывание почек; *И* — почки тронулись в рост; *К* — нормальные листья; *Л* — фаза свернутых листьев; *М* — бутоны; *Н* — цветы, *О* — плоды:

1 — Iris pumila, 2 — Festuca sulcata, 3 — Carduus uncinatus, 4 — Galatella villosa, 5 — Artemisia austriaca, 6 — Anemone ranunculoides, 7 — Pulmonaria obscura, 8 — Chrysosplenium alternifolium, 9 — Mercurialis perennis

Какие причины вызывают смену фаз сезонного состояния растений?

Смена сезонных фаз объясняется тем, что при различном фенологическом состоянии растения неодинаково относятся к таким факторам среды, как свет, температура, влажность и т. д. Например, хорошо известно, что развертывание почек многих растений умеренного пояса происходит при более низких температурах, а распускание цветков и образование плодов — при более высоких. На разных стадиях развития растения неодинаково реагируют и на особенности среды: молодые растения могут произрастать в условиях сильного затенения взрослыми растениями своего же вида или других видов, а взрослые растения нуждаются в большем количестве света; при прорастании семян и развитии проростков зачастую необходимы более низкие температуры, чем при развитии взрослых растений. Различия между разными видами в этом отношении весьма велики.

Поэтому растения, образующие тот или иной фитоценоз, вступают в ту или иную фазу развития или проходят те или иные фазы сезонного состояния при определенном уровне значений факторов среды. Чем более резко изменяются условия жизни в течение сезона, тем резче смена фаз сезонного состояния разных растений, образующих фитоценоз. При этом одни растения начинают цвести, когда другие находятся еще в состоянии покоя, а третьи вегетируют, но не могут перейти к генеративным фазам.

Очень слабо выражена смена условий в течение года во влажных тропических и экваториальных лесах, а в течение вегетационного периода — в хвойных лесах умеренного пояса. Более заметна она в широколиственных лесах умеренного пояса и в вечнозеленых лиственных и хвойных лесах сухих субтропиков, но лучше всего выражена в фитоценозах аридных областей — пустынях и особенно степях. Сообразно этому и смена фаз сезонного состояния растений особенно резкая в аридных регионах и слабая — в гумидных. Все эти изменения фаз сезонного состояния растений меняют сезонный облик фитоценоза в целом.

Сезонные особенности облика фитоценоза называют аспектами.

Для северных разнотравных степей, например для Стрелецкой степи под Курском, характерны следующие смены аспектов (см. рис. 47).

В начале апреля степь бурая, безжизненная. В середине апреля общий тон продолжает оставаться бурым, но на нем уже видны лиловые пятна сон-травы (*Pulsatilla patens*) и желтые пыльники цветков осоки низкой (*Carex humilis*). Во второй половине апреля аспект дают нежно-голубые гиацинты (*Hyacinthus leucophaeus*) и золотисто-желтые горицветы (*Adonis vernalis*). Сплошного зеленого покрова еще нет.

В первой половине мая на общем зеленом фоне обильны бледно-желтые цветки первоцвета (*Primula veris*). В 20-х числах мая на фоне совершенно зеленой степи дают аспект ветреница лесная (*Anemone silvestris*), сочевичник белый (*Orobus albus*) с белыми цветками и ирис безлистный (*Iris aphylla*) с лиловыми цветками. Аспект конца мая определяют голубые цветки незабудки душистой

(*Myosotis suaveolens*) и желтые пятна крестовника полевого (*Senecio campester*).

Первая половина июня характеризуется участием в аспекте лиловых цветков шалфея лугового (*Salvia pratensis*) и желтых козлобородника восточного (*Tragopogon orientalis*). Во второй половине июня дают аспект белые цветки нивяника (*Leucanthemum vulgare*), клевера горного (*Trifolium montanum*) и таволги шестилепестной (*Filipendula hexapetala*).



Рис. 52. Аспект ковыля (*Stipa ioannis*) в степи на супесях по левобережью р. Улькояк, Иргизский район Актюбинской области, июнь (фото Вернандер)

В начале июля окраска степи определяется розовыми цветками эспарцета песчаного (*Onobrychis arenaria*) и желтыми подмаренника настоящего (*Galium verum*).

В середине июля степь становится буроватой от большого количества отцветающих растений. На буроватом фоне выделяются ярко-синие цветки живокости клиновидной (*Delphinium cuneatum*). В конце июля степь окрашивается в тускло-бурые тона; местами разбросаны темно-красные султаны чемерицы черной (*Veratrum nigrum*). Наконец, с августа травяной ковер становится бурым, вновь зацветающих растений нет и окраска растительного покрова не меняется до снегопада. Таким образом, в северных степях можно насчитать до 12 аспектов, сменяющих друг друга в течение вегетационного периода.

В дубравах аспекты выражены менее заметно и число их меньше, чем в степях. Здесь различают: ранневесенний аспект пролески (*Scilla cernua*), фиалок (*Viola odorata, V. hirta, V. mirabilis*), ветреницы лютиковой (*Anemone ranunculoides*), аспекты второй половины весны, определяющиеся ландышем (*Convallaria majalis*), купеной (*Polygonatum multiflorum*), ясменником душистым (*Aspe-*

rula odorata). В первой половине лета аспект дает цветущая липа, во второй половине лета — зеленые нецветущие травы и деревья; наконец, осенью аспект определяется засыхающими травами и меняющими окраску листьями деревьев.

На рис. 52 показан аспект ковыля в степи. Во влажном тропическом лесу аспекты практически отсутствуют.

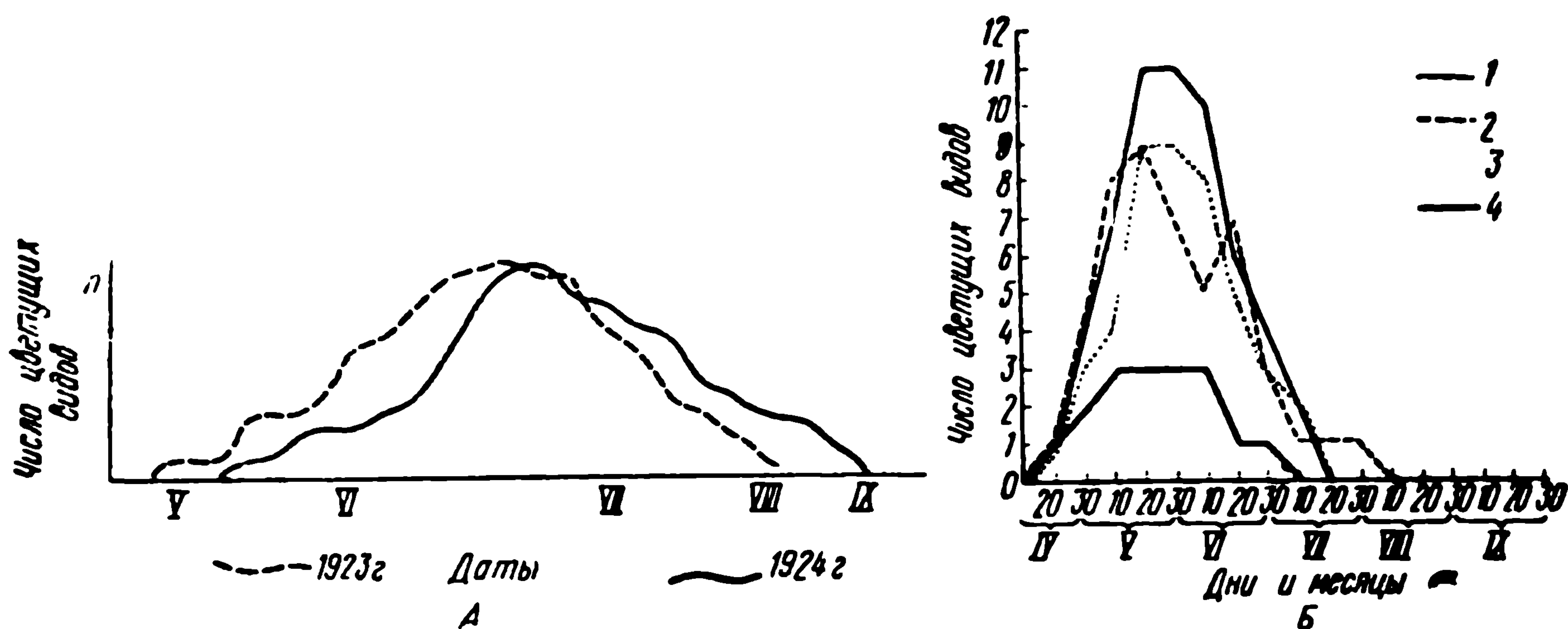


Рис. 53. *А* — кривые цветения луга (по Шенникову); *Б* — кривые цветения болотных растений в Подмосковье (по Серебрякову и Галицкой, 1951):

1 — кривая цветения растений Калицкого мезотрофного болота, *2* — кривая цветения растений Балашихинского мезотрофного болота, *3* — кривая цветения растений Балашихинского приозерного болота, *4* — кривая цветения растений Луцинского верхового болота

Однако отсутствие аспектов не исключает существования периодичности в жизни растений влажных тропических лесов. Как показали исследования П. Ричардса, Л. Е. Родина и других ботаников, и в этих лесах бывают периоды, когда цветение охватывает значительную часть видов и наблюдается смена фаз сезонного состояния. Однако аспект влажного тропического леса остается постоянным, так как цветки даже в период наиболее интенсивного цветения тонут в море зелени. Однако некоторая периодичность есть и здесь. Так, влажные тропические леса имеют период максимума цветения.

Степень участия вида в создании аспекта фитоценоза называют физиономичностью этого вида. Обычно физиономичность вида связана с его цветением, но иногда вид определяет аспект своими вегетативными органами, например деревья определяют аспект леса, а осоки — аспект болота своей зеленью.

Для обозначения физиономичности различных видов применяют следующие значки (Алехин, 1938):

▲ — растение определяет аспект участка.

— растение принимает второстепенное участие в аспекте.

— растение принимает третьестепенное участие в аспекте.

— растение принимает ничтожное участие в аспекте.

△ — растение не играет никакой роли в аспекте.

Роль растений в аспекте меняется в течение сезона, а у некоторых видов — от года к году, и перечисленные значки характеризуют роль растения в аспекте в каждый данный момент.

Фенологические явления служат показателями метеорологических особенностей данного года или данного пункта. Особенно наглядное представление об особенностях года и местных различиях дают кривые цветения, на которых показано количество видов, цветущих в разные сроки либо в различные годы, либо в один и тот же год в разных условиях (рис. 53).

Составляют фенологические карты, показывающие сроки наступления какого-либо фенологического явления (рис. 54).

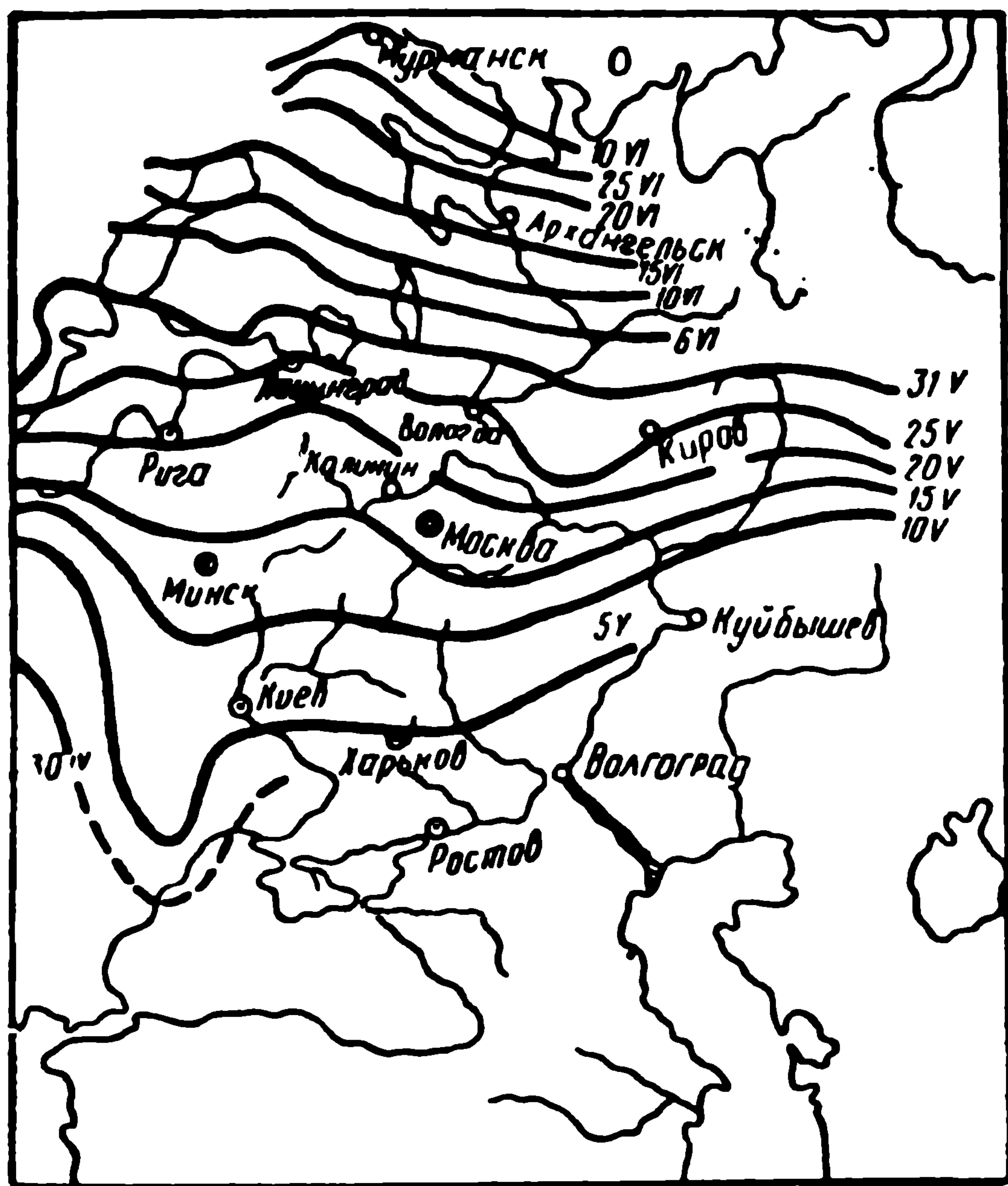


Рис. 54. Изоанты черемухи (*Prunus padus*), составленные Н. П. Смирновым (по Поплавской, 1948)

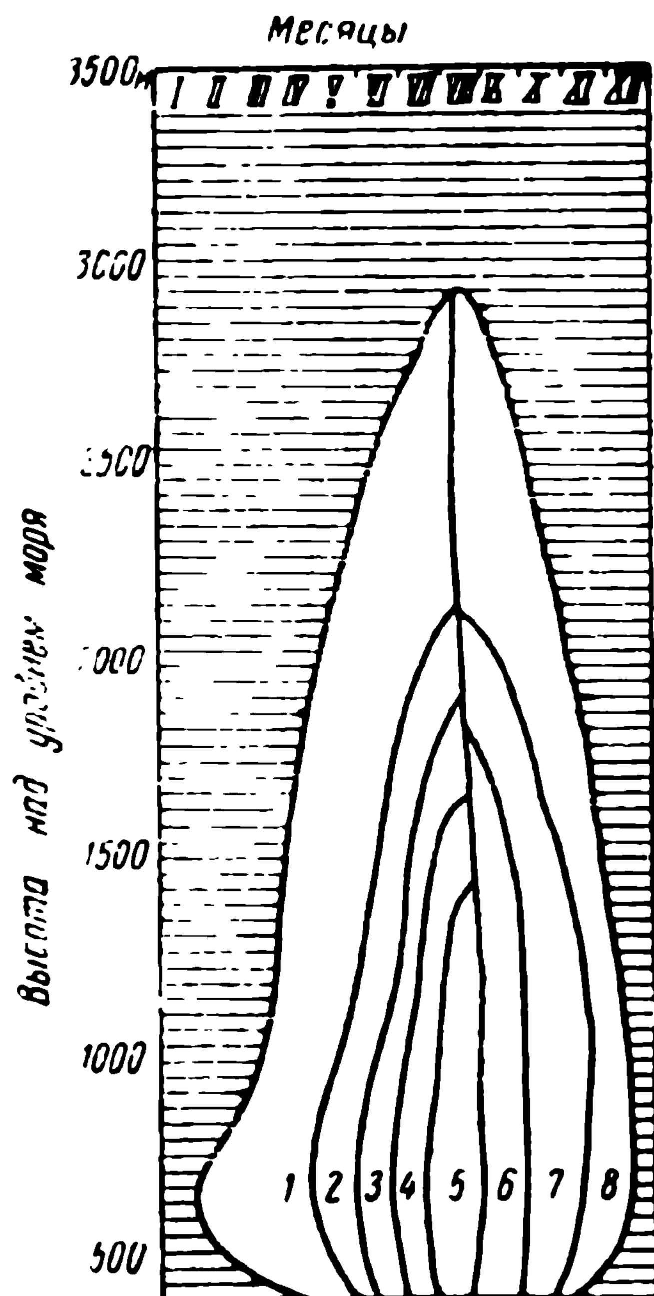


Рис. 55. Схема изменения фенологических времен года с увеличением высоты в горах (по Гамсу с изменениями):

1 — начало весны, 2 — весна, 3 — разгар весны, 4 — первая половина лета, 5 — вторая половина лета, 6 — ранняя осень, 7 — осень, 8 — поздняя осень

Наглядно изображение изменений сроков наступления фенологических времен года в зависимости от высоты над уровнем моря (рис. 55). Заштрихованная часть схемы показывает период зимнего покоя, обусловленный морозом или снежным покровом. Ясно заметно более благоприятное положение склонов по сравнению с дном долины (особенно слева).

Наблюдения над фенологическим состоянием диких растений имеют не только теоретическое, но и практическое значение.

По прохождению фенофаз диких растений можно судить и о ходе развития культурных, и об особенностях метеорологических факторов; последнее позволяет определить наилучшие строки сельскохозяйственных работ. Фенологические спектры особенно полезны для установления наиболее целесообразных сроков сенокошения на лугах и в степях (чтобы убрать важнейшие растения в наиболее благоприятной для использования фенофазе и во время накопления наибольшей массы).

Смена фенофаз и аспектов растений бывает более резкой, если она сопровождается резкими изменениями эдафических условий. Такие изменения происходят в поймах больших рек. Например, на заливных лугах между Волгой и Ахтубой с весны начинают развиваться луговые растения. В июне наступает половодье (наблюдения велись до зарегулирования стока Волги Волгоградской ГЭС), вода заливает луга, и на месте луговой растительности развиваются рдесты (*Potamogeton*) и другие водные растения. Через некоторое время водные растения вследствие понижения уровня воды сменяются прибрежными: частухой (*Alisma*), стрелолистом (*Sagittaria*), сусаком (*Butomus*), ежеголовкой (*Sparganium*) и др., которые появляются друг за другом по мере прогрессирующего обсыхания участков. Наконец, вода уходит с лугов, оставаясь только в понижениях, являющихся постоянными водоемами, а на влажной почве лугов начинается развитие луговых злаков и двудольных растений. Эта картина с теми или иными вариантами наблюдается ежегодно. Здесь в пределах одного фитоценоза сменяют друг друга растения, столь несходные по своей экологии, что в других районах они существуют в различных ассоциациях: одни — в ассоциациях водных или прибрежных растений, другие — в ассоциациях луговых растений.

Если смены растений со столь различной экологией происходят не в течение одного сезона, а в разные годы, следует говорить уже не о смене аспектов, а о смене одних фитоценозов другими. Именно так случается с растительностью котловин периодически пересыхающих озер Западной Сибири и Северного Казахстана. Днища этих озер стоят сухими иногда 5—6 лет, затем вновь наполняются водой и после нескольких многоводных лет вновь обсыхают. Как только озеро пересохнет, на его днище начинают развиваться ассоциации сухопутной растительности, но в почве сохраняются семена и покоящиеся подземные побеги водных растений. После наполнения озера водой из этих покоящихся зачатков развиваются водные растения.

Эти примеры показывают, что сезонные изменения в одном фитоценозе и смену одного сообщества другим не всегда легко разграничить.

В сообществах водных растений также наблюдается смена аспектов. Чаще всего она выражается так называемым цветением воды, т. е. ее окрашиванием в зеленоватые, синевато-зеленые или желто-зеленые тона в результате масового развития одноклеточных микроскопических планктонных организмов. На рис. 56 пока-

заны причины двукратного «цветения» воды. Первый период «цветения» приходится на весну. Зимой в водоеме жизнь потребителей питательных веществ замирает, и количество питательных веществ под влиянием деятельности бактерий возрастает. Поэтому как только весной начинает повышаться температура, немедленно возрастает численность фитопланктона, достигая максимума к тому времени, когда основные запасы питательных веществ истреблены. После снижения численности фитопланктона запасы питательных веществ в воде возрастают и наступает осеннее «цветение» воды, часто вызываемое азотфиксирующими синезелеными водорослями, например анабеной (*Anabaena*). Потом недостаток питательных веществ или понижение температуры вновь приводят к прекращению «цветения».

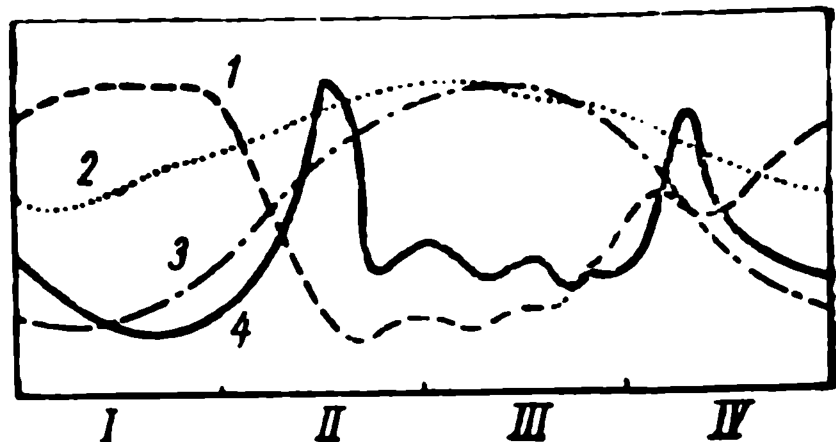


Рис. 56. Вероятный механизм «цветения» фитопланктона (по Одуму): *I* — зима, *II* — весна, *III* — лето, *IV* — осень; *1* — питательные вещества, *2* — свет, *3* — температура, *4* — численность фитопланктона

ГЛАВА 5

ВЗАИМООТНОШЕНИЯ МЕЖДУ РАСТЕНИЯМИ В ФИТОЦЕНОЗЕ

Рассмотренные особенности структуры фитоценоза представляют результат взаимодействия между растениями, образующими эти фитоценозы, а также взаимодействия между растениями, образующими фитоценоз, и фитоценозом в целом, с одной стороны, и средой, ее компонентами — с другой. Поэтому уместно рассмотрение как экологических связей между организмами, так и взаимоотношений фитоценозов и среды. Различают отношения между организмами и средой, между особями разных видов и между особями одного вида.

Отношения между организмами весьма многообразны. Удачная попытка классифицировать эти отношения была сделана Г. Кларком (Clark, 1957) (табл. 8).

ТАБЛИЦА 8

Классификация отношений между организмами
(по Кларку, 1957)

Вид А	Вид Б	Отношения	
+	+	Мутуализм	Симбиоз
+	0	Комменсализм	Симбиоз
0	0	Нейтральность, выносливость	
0	—	Антибиоз	
+	—	Эксплуатация (включая паразитизм и хищничество)	Антагонизм
—	—	Конкуренция	Антагонизм

Условные знаки: «+» — приращение или польза в жизненном процессе в результате отношений, «—» — уменьшение или ущерб, 0 — отсутствие заметного эффекта.

Организмы могут взаимодействовать друг с другом постоянно, в течение всей жизни или взаимодействуют кратковременно; при этом они либо непосредственно соприкасаются друг с другом, либо оказывают влияние на другой организм на расстоянии.

Симбиозом называются такие отношения между организмами, обычно относящимися к разным видам и находящимися в более или менее длительном контакте, при которых один или оба орга-

низма извлекают из этих отношений пользу и ни один не испытывает ущерба. Первый тип симбиотических отношений, когда пользу извлекают оба организма, называется мутуализмом, второй, когда пользу извлекает лишь один из организмов, — комменсализмом («нахлебничеством»).

Паразитизмом называют отношения между организмами, обычно относящимися к разным видам, при которых один из них (паразит) проводит более или менее длительное время на теле или в теле другого организма (хозяина), получая питание из его тканей. При этом, как указал Ш. Д. Мошковский (1946), связи паразита с внешней средой регулирует хозяин.

Хищничество представляет собой такие отношения между организмами, обычно относящимися к разным видам (если организмы относятся к одному виду, то это каннибализм), при которых один из организмов (хищник) питается за счет второго организма (жертвы). В отличие от паразита хищник сам регулирует свои связи с внешней средой.

Антибиозом называют такие отношения между организмами, обычно относящимися к разным видам, при которых один из организмов причиняет вред другому (например, выделением вредных для другого организма веществ), не извлекая для себя из этих отношений видимого преимущества (если не считать преимуществом ослабление другого организма, вредного для данного или конкурирующего с ним).

Конкуренция — это борьба за пищу, за место или за какие-либо другие условия существования между организмами, относящимися к одному виду или к разным видам.

Антагонистические отношения (к ним относятся и антибиоз, и паразитизм, и хищничество, и конкуренция) — все те отношения, при которых один или оба организма испытывают ущерб.

Разнообразные отношения связывают низшие растения с высшими, низшие растения с низшими и высшие растения с высшими. Многие особенности этих отношений оказывают существенное воздействие на структуру фитоценоза и его жизнь.

Симбиоз азотфиксирующих организмов с голосеменными и цветковыми растениями. На корнях многих растений встречаются клубеньки, образованные бактериями или реже грибами. Такие клубеньки известны на корнях растений из семейства бобовых, где они образованы бактериями из рода ризобиум (*Rhyzobium*), а также на корнях видов семейства саговниковых, на корнях лисохвоста, казуарины, лоха, облепихи, цеанотуса, подокарпуса, ольхи (у последней, по данным А. Келли, 1952, клубеньки образованы актиномицетом ольховым — *Actinomyces alni*) и других растений. Клубеньковые бактерии фиксируют атмосферный азот и переводят его в доступную для высших растений форму. Благодаря этому растения, зараженные клубеньковыми бактериями, могут хорошо расти на почвах, бедных азотом, а содержание азота в почве после культуры таких растений возрастает. Вначале клубеньковые бактерии ведут себя, по-видимому, как настоящие паразиты, внедряясь

в ткани корней через корневые волоски. Затем они образуют клубеньки и начинают фиксировать свободный азот. Высшее растение, которое на первых этапах развития бактерий в корнях даже несколько страдало от них, начинает усваивать часть веществ, входящих в состав бактерий. В свою очередь бактерии получают от высших растений углеводы. Таким образом, отношения между клубеньковыми бактериями и высшими растениями можно скорее назвать взаимным паразитизмом, чем настоящим симбиозом.

Накопление азота в почве влияет на жизнь всего биоценоза, способствуя возрастанию обилия в растительном покрове видов, нуждающихся в обильном азотистом питании. На полях после бобовых растений увеличивается урожай растений, на корнях которых не образуются клубеньки, — злаков, корнеплодов и др. С ольшатниками связаны так называемые нитратные растения — виды, нуждающиеся в высоком содержании азота в почве, например крапива двудомная (*Urtica dioica*). Именно из этих сообществ крапива широко распространилась на участках, измененных деятельностью человека, где обилие гниющих органических веществ способствует накоплению азотистых соединений в почве.

Бактериальные желвачки были обнаружены не только на корнях, но и в листьях примерно 370 видов растений. Для многих этих бактерий, обитающих в листьях представителей семейств мирсиновых, диоскорейных, мареновых, установлена фиксация азота. Бактерии, образующие эти клубеньки, проникают в листья через устьица еще тогда, когда листья свернуты в почках. Они фиксируют азот как клубеньковые бактерии, и отношения их с цветковыми растениями также носят характер взаимного паразитизма. В отличие от клубеньковых растений, часть своей жизни проводящих в клубеньках на корнях, а часть в качестве сапрофитов в почве, бактерии, образующие желвачки в листьях, всю свою жизнь связаны с растениями, так как из почек они попадают в цветки, затем в семена и молодые проростки.

Кроме бактерий и некоторых грибов фиксируют азот некоторые живущие на корнях высших растений синезеленые водоросли.

Человек широко использует способность бобовых растений накапливать при помощи бактерий азот для обогащения им почвы полей; в последнее время в этих же целях в лесные посадки вводится кустарник желтая акация.

Микориза. Микоризой называют симбиотические отношения между высшим растением и грибом. Суть этого явления была установлена русским ученым Каменским (Kamensky, 1881), который показал, что подъельник (*Monotropa*) не может развиваться из семян в отсутствие определенного вида гриба в окружающей среде. На корнях взрослого растения мицелий гриба образует толстый слой, изолирующий ткани корня подъельника от почвы.

В настоящее время микориза известна более чем для 2000 видов высших растений (Федоров, 1954), но, несомненно, действительное число видов, для которых характерна микориза, значитель-

но больше. Это явление широко распространено во всех группах высших растений, начиная с мхов и папоротникообразных и кончая цветковыми растениями (Федоров, 1954; Келли, 1952).

Для высших растений, на корнях которых поселяются грибы, характерен особый тип питания — микотрофный. При микотрофном питании высшее растение получает зольные элементы пищи, в том числе азот, при помощи симбиотических грибов из органического вещества почвы.

Различают два основных вида микоризы: эктотрофную и эндотрофную. При эктотрофной микоризе корень высшего растения окутывается плотным грибным чехлом, от которого отходят многочисленные гифы гриба. Часть гифов проникает в корень на очень небольшую глубину, при этом корневые волоски у высшего растения исчезают, а поглощение воды и минеральных веществ из почвы осуществляется при помощи гриба. При эндотрофной микоризе мицелий гриба проникает в клетки корневой паренхимы корня, которые сохраняют свою жизнедеятельность и даже могут переваривать клетки гриба, при этом мицелий обилен и в межклетниках корня. Корневые волоски у растения хорошо сохраняются и выполняют свои функции, а отношения между грибом и высшим растением имеют характер взаимного паразитизма. Промежуточную форму микоризы, при которой имеет место и наружное обрастание корня гифами гриба, и проникновение гифов внутрь корня, называют перитрофной, или эктоэндотрофной, микоризой.

Эктотрофная микориза — однолетняя. Она развивается летом или осенью и погибает к следующей весне. Она свойственна многим деревьям из семейств сосновых, буковых, березовых и др., а также некоторым травянистым растениям, например подъельнику, Эктотрофную микоризу чаще всего образуют базидиальные грибы из семейства Polyporaceae и особенно часто из рода *Boletus*. Так, подберезовик (*B. scaber*) образует микоризу на корнях березы, масленок — на корнях лиственницы (*B. elegans*) или сосны и ели (*B. luteus*), подосиновик (*B. versipellis*) — на корнях осины, белый гриб (*B. edulus*) — на корнях ели, дуба, березы (различные подвиды) и т. д. Образуют микоризу также грибы из родов *Amanita, Lactarius, Russula* и др.

Деревья растут гораздо лучше с микоризой, чем без нее. Так, по данным А. В. Баранея (1940), рост сеянцев дуба с микоризой составлял 35,5 *см*, а высота сеянцев без микоризы — 17,5 *см*.

Эндотрофная микориза широко распространена у растений семейств орхидных, вересковых, брусничных, а также у многолетних трав из семейства сложноцветных и у некоторых деревьев, например у красного клена (*Acer rubrum*) и др. В качестве второго компонента эндотрофной микоризы часто выступает гриб *Phoma*, относящийся к группе несовершенных грибов. Как предполагалось ранее, этот гриб может усваивать азот из атмосферы. Это обстоятельство связано с тем, что вереск (*Calluna*) и другие представители семейства вересковых, а также виды семейства орхидных могут развиваться на безазотистой среде только в присутствии

этого гриба. В отсутствие *Phoma betae* у этих растений не прорастают семена или гибнут проростки вскоре после прорастания семян. В настоящее время фиксация атмосферного азота грибом *Phoma* поставлена под сомнение (Шемаханова, 1968). Гибель проростков, выросших из семян, наблюдающаяся у орхидей, грушанок и других лесных растений, может быть объяснена тем, что ничтожный вес этих семян связан с почти полным отсутствием запасных питательных веществ в их клетках, и поэтому без гифов гриба, доставляющих на первых порах необходимые питательные вещества развивающимся из семян растеньицам, их развитие быстро прекращается.

Эндотрофная микориза может быть образована и другими видами грибов: *Oreomyces* (живет на корнях орхидей, по-видимому, может фиксировать азот) и некоторыми другими.

Микоризы широко распространены среди диких и культурных растений.

В сосновых лесах Центрального Предуралья (Логинова, Селиванов, 1968) насчитывается следующее количество микотрофных видов: в бору-беломошнике — 81%, в бору-брусничнике — 85, в бору-черничнике — 90, в бору сфагново-багульниковом — 45, в бору остепненном травяном — 89%. В пустынях Тау-Кум (Селиванов, Елеусенова, Лузан, 1968) процент видов с микоризой составляет: в селиновой и кустарниковой ассоциациях рыхлых перевеваемых песков — 50, в эфемерово-полынной с джузгуном и эфемерово-терескеновой ассоциациях на пылевато-песчаных уплотненных песках — 69, в астрагаловой ассоциации рыхлых полузакрепленных песков — 61, в рангово-эркековой с джузгуном на слегка уплотненных закрепленных песках — 67 и в эфемерово-ревенево-саксауловой на уплотненных песках — 42[1].

Значение микоризы в связи с ее широким распространением огромно. Многие растения — орхидные и, вероятно, вересковые, а также некоторые деревья без микоризы развиваются плохо или даже вообще не развиваются либо из-за недостатка питательных веществ в их мелких семенах, либо из-за недостаточного развития сосущих частей корешков. Иногда замедленное развитие или отсутствие развития наблюдается только на бедных минеральными питательными веществами почвах. В случае недостатка каких-либо веществ в почве существование многих видов высших растений без грибов, образующих микоризу, невозможно. Кроме того, многие представители орхидных и вересковых потому и живут только на кислых почвах, что грибы, образующие эндотрофную микоризу на их корнях, могут существовать лишь в кислой среде. Следовательно, наличие в фитоценозе грибов, образующих микоризу, в значительной степени определяет видовой состав высших растений, входящих в этот фитоценоз, и служит немаловажным фактором в их борьбе за существование между растениями, поскольку отсутствие микоризы у растений, склонных к микотрофно-

---

[1] Детальнее о распространении микориз и степени микотрофности см. в сборнике «Вопросы биологии и экологии доминантов», 1968.

му питанию, замедляет темпы их развития и ухудшает их положение по отношению к более быстро развивающимся видам, использующим микоризу. Что касается грибов, образующих микоризу, то они в большинстве не могут существовать без корневых систем высших растений. Попытки выращивания грибов-микоризообразователей в огородной культуре именно по этой причине окончились неудачей. Гифы многих видов грибов, входящих в состав эндотрофной микоризы, в стерильной почве подвергаются лизису — рассасыванию.

Особенности распределения микориз в различных фитоценозах и в разных географических зонах, роль микоризообразователей в различных региональных условиях недостаточно выяснены и подлежат дальнейшему изучению.

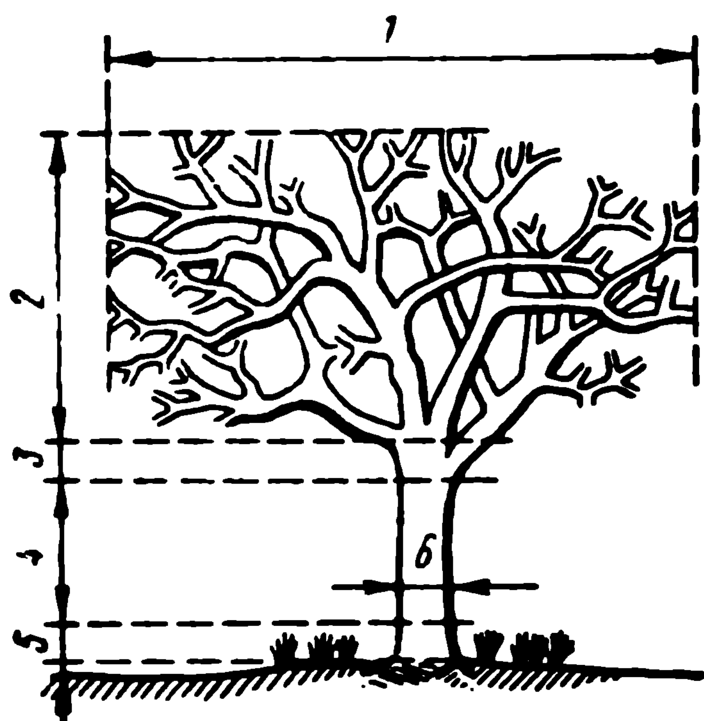


Рис. 57. Местообитания эпифитов на деревьях (по Окснеру):
1 — диаметр кроны, 2 — крона, 3 — основание кроны, 4 — ствол, 5 — основание ствола (пень), 6 — диаметр ствола

Эпифиты. Отношения эпифитов к их хозяевам могут быть определены как комменсализм, при котором один из вступающих в эти отношения видов получает какое-либо преимущество, а второй не терпит ущерба. Преимущество при этом получает эпифит. В некоторых случаях чрезмерное развитие эпифитов на стволах и ветвях может угнетать и даже быть причиной поломки ствола растения-хозяина. Эпифиты могут затруднять рост и ассимиляцию, а также способствовать загниванию тканей хозяина вследствие повышения влажности.

Различают четыре местообитания эпифитов на дереве (Ochsner, 1928) (рис. 57): 1) крона, в разветвлениях которой часто скапливается гумус; 2) основание кроны, защищенное от прямого солнечного света даже у освещенных деревьев и поэтому более влажное, чем средняя часть ствола; 3) средняя часть ствола, которая на открытых местообитаниях подвергается более сильному воздействию ветра и солнца; 4) основание ствола, где эпифитные растения поглощают сбегающую по стволу воду и дольше всего ее удерживают. В общем распределение эпифитов на хозяине определяют многие причины: вид растения-хозяина, его высота, ширина кроны, высота прикрепления первой ветви, диаметр ствола и форма его основания, направление стока воды с кроны (центробежное или центростремительное), характер коры, в частности ее химический состав и химические свойства, условия накопления гумуса на растении-хозяине, месторасположение эпифитов.

В зависимости от условий существования различают три группы эпифитов (Ричардс, 1961): теневые, солнечные и крайне ксерофильные.

Теневые эпифиты обитают в условиях сильной затенениости, малого и мало меняющегося дефицита насыщения, т. е. в условиях, почти не отличающихся от условий жизни наземных трав. Они обитают главным образом в третьем (нижнем) ярусе леса. У многих теневых эпифитов гигроморфная структура, а папоротники из семейства пленчатолистных (Hymenophyllaceae), не имеющие приспособлений для удержания воды, в сухое время дня свертывают вайи, а потом их распрямляют.

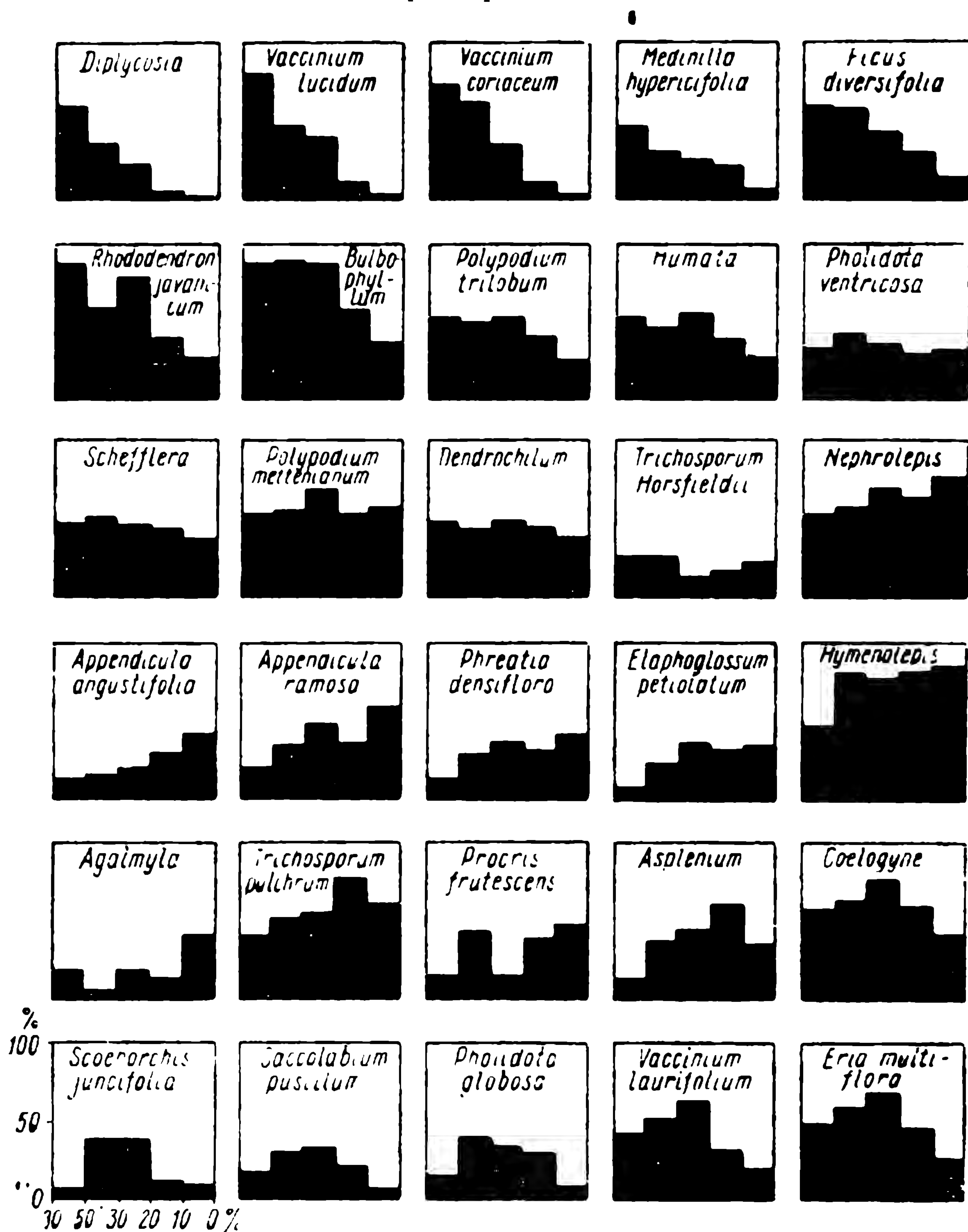


Рис. 58. Распространение эпифитов в зависимости от интенсивности света в предгорном дождевом лесу, Тьюбодас, Ява (по Венту) По горизонтальной оси — степень освещенности ветвей дерева-хозяина в процентах от освещенности вне леса, по вертикальной оси — процент деревьев, несущих различные виды эпифитов в зависимости от степени освещенности

Группа солнечных эпифитов, наиболее богатая по числу видов и особей, связана с кронами высоких деревьев. Эти эпифиты жи-

зут в микроклимате, промежуточном между микроклиматом травяного покрова и микроклиматом открытых участков, и получают гораздо больше света, чем теневые эпифиты. Дефицит насыщения в их местообитаниях довольно высок и непостоянен. Многие солнечные эпифиты более или менее ксероморфны. Некоторые могут без ущерба терять до 50% влаги от их живого веса; осмотическое давление у них выше, чем у теневых эпифитов.

Крайне ксерофильные эпифиты живут на верхушечных ветвях более высоких деревьев. Условия их местообитания подобны условиям открытых мест, условия питания здесь крайне суровы.

На рис. 58 показано распространение эпифитов в зависимости от интенсивности света в предгорном влажном тропическом лесу в Тьюбодас на Яве. Различия в условиях испарения в зависимости от высоты и экспозиции на стволе дуба звездчатого (*Quercus stellata*) приведены на рис. 59. Влияние экспозиции на распределение некоторых эпифитных лишайников в нижних частях стволов тополей показано на рис. 60.

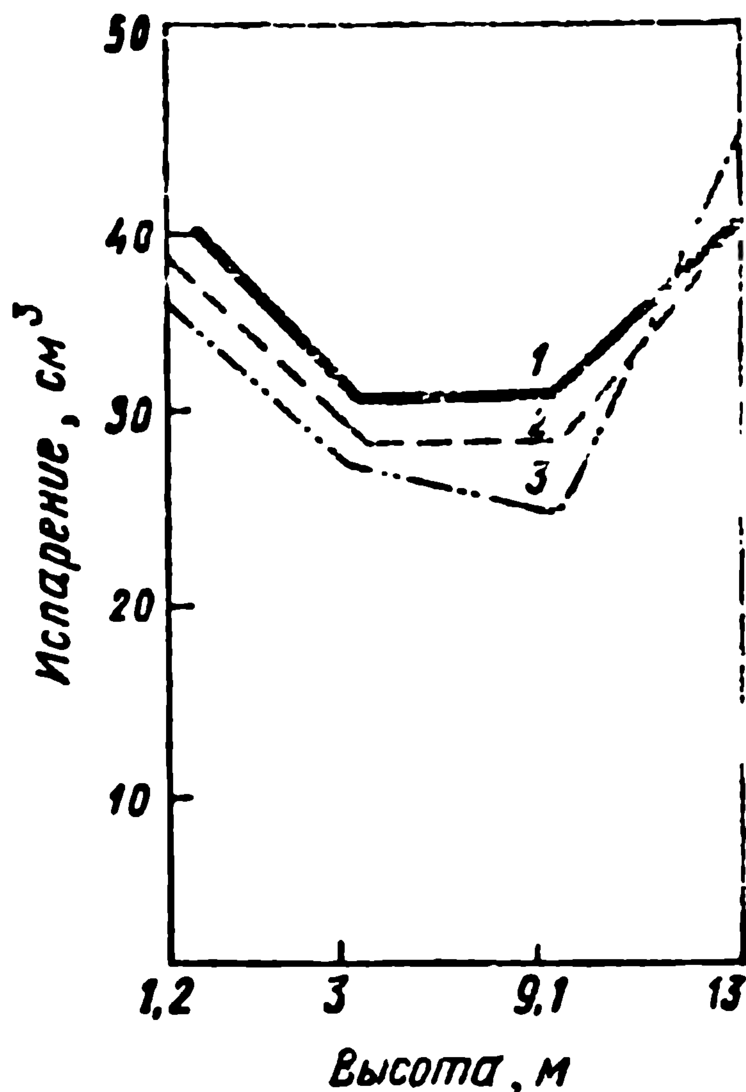


Рис. 59. Различия в испарении на разных высотах и в разных экспозициях на стволе дуба звездчатого (*Quercus stellata*) (по Пессину):
1 — южная, 2 — юго-восточная, 3 — северо-западная экспозиция

Эпифиты, как правило, питаются сапрофитно, за счет отмирающих тканей растения-хозяина. Обычно эпифиты микотрофны, т. е. используют для разложения этих отмирающих тканей грибы, образующие микоризу с корнями эпифита. Большую роль в питании играют некоторые животные. Муравьи, поселяясь среди корней эпифитов, приносят в свои гнезда большое количество мертвых листьев, семян, плодов, которые, разлагаясь, дают питательные вещества эпифитам. Некоторые беспозвоночные и позвоночные животные поселяются в воде, скапливающейся в чашах, образованных листьями эпифитов из семейства бромелиевых, и их трупы, разлагаясь, дают пищу эпифитам. Наконец, среди эпифитов есть и насекомоядные растения, например виды рода непентес (*Nepenthes*) и некоторые пузырчатки.

В умеренном поясе эпифиты представлены почти исключительно водорослями, лишайниками и мхами. В субтропиках и тропиках эпифитами могут быть и цветковые растения, и сосудистые споровые. По большей части эпифиты — травы, но среди них известны и кустарники значительных размеров из семейства брусничных, меластомовых и др.

Разнообразие форм эпифитов свидетельствует о том, что виды, образующие эту группу растений, имеют неодинаковое происхождение. Более тенелюбивые эпифиты — несомненно, потомки растений, обитавших на поверхности почвы в лесу. Они страдали от конкуренции корневых систем других растений или от заваливания мертвыми листьями деревьев, опадающими на поверхность почвы, или от слабой аэрации почвы. Более светолюбивые эпифиты, веро-

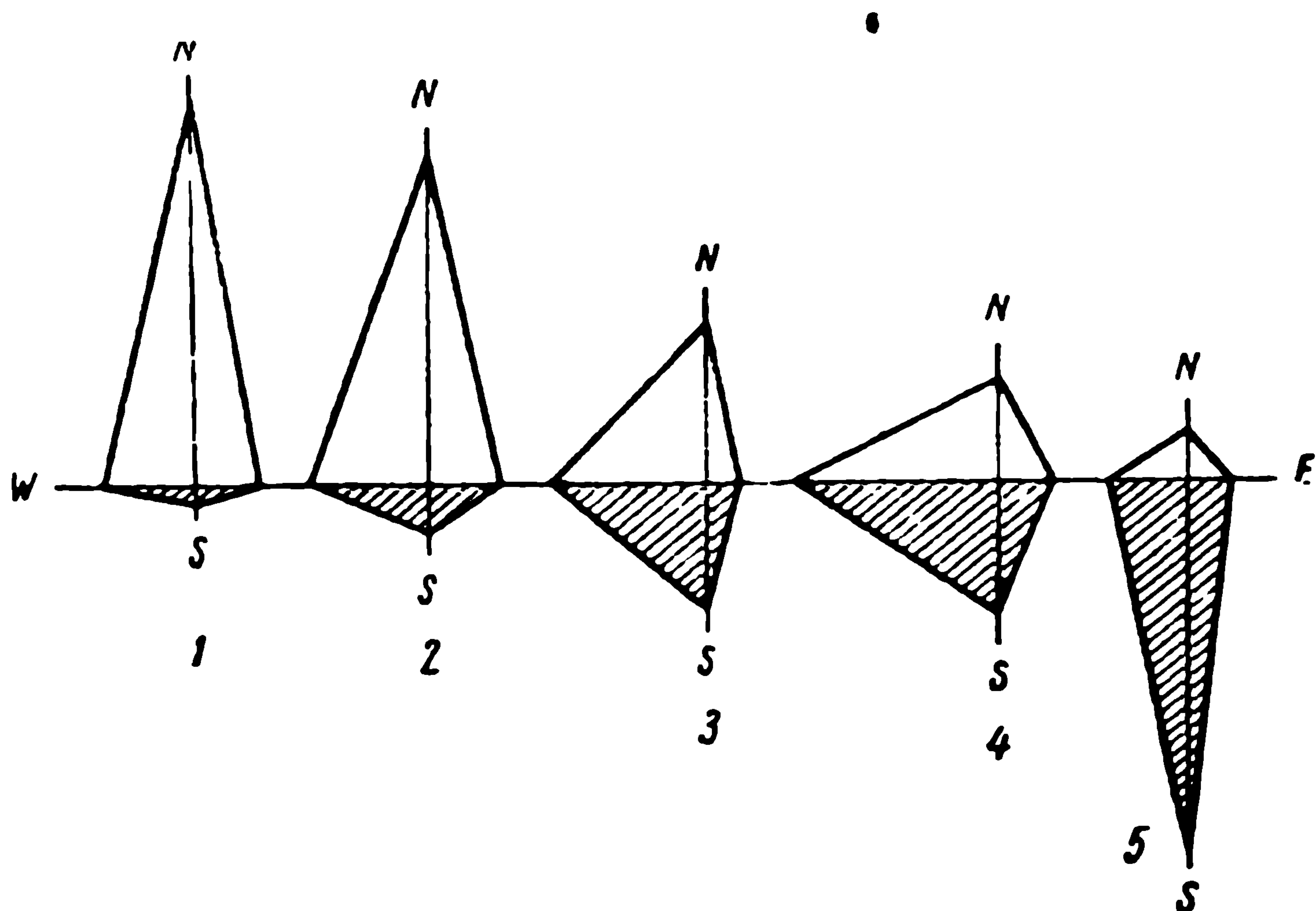


Рис. 60. Распределение разных форм эпифитов по экспозициям в нижней части ствола (до 1 *м* высоты) 100 тополей у Пурзаха на Рейне (по Окснеру):

1 — листоватые лишайники, *2* — корковые лишайники, *3* — форма *Radula*, *4* — форма *Orthotrichum*, *5* — форма *Leucodon*

ятно, были обитателями скал, преимущественно известняковых, откуда легко перешли на стволы деревьев, где условия довольно близки к условиям обитания на скалах.

По мере продвижения от влажных тропических лесов к сухим субтропическим и к лесам умеренных и холодных зон количество и разнообразие эпифитов уменьшается.

Влажные тропические леса богаты эпифиллами — эпифитами, обитающими на листьях растений. Их существование связано с долговечностью вечнозеленых листьев, а также с высокой влажностью и температурой среды. Эпифиллы обитают чаще всего на листьях невысоких деревьев, иногда на листьях травянистых растений. К их числу относятся водоросли, лишайники, печеночники; эпифильные листостебельные мхи редки. Цветковые растения, если и начинают развитие на листьях, то не могут закончить весь цикл. Иногда наблюдаются эпифиллы, растущие на эпифиллах, например водоросль, растущая на эпифильном мхе.

Почвенные и наземные сапрофиты. Сапрофиты — растительные организмы, живущие полностью (полные сапрофиты) или частично (частичные сапрофиты) за счет отмерших органов животных и растений. Сапрофиты — комменсалы. Кроме эпифитов, которые относятся по способу питания к сапрофитам, в эту группу входят многие наземные растения и обитатели почвы. К сапрофитам относится большинство грибов и бактерий, играющих огромную роль в круговороте веществ в почве, а также некоторые цветковые растения из семейств орхидных и вертляницевых в лесах умеренного пояса и из семейств бурманниевых, лилейных, орхидных, горечавковых, истодовых и некоторых других в лесах тропического пояса. Многие из этих цветковых растений — полные сапрофиты, некоторые, по крайней мере орхидеи, содержат какое-то количество хлорофилла и, вероятно, частично способны к фотосинтезу. Цвет надземных частей этих растений белый, светло-желтый, розовый, голубой или пурпурный. Обитают они в тенистых местах на почве или на лежащих мертвых стволах. Обычно эти растения связаны с микоризными грибами, живущими на их корнях. Они предпочитают участки, богатые гумусом, при этом корни одних из них располагаются в гумусовом горизонте, а корни других проникают на глубину до 15—20 *см*. Как правило, они невысоки, обычно не превышают 20 *см*, за исключением сапрофитной тропической орхидеи галеолы высочайшей (*Galeola altissima*), представляющей собой лазающую (при помощи корней) лиану, достигающую высоты 40 *м*.

Лианы. К лианам относят растения со слабыми стеблями, нуждающимися в какой-нибудь опоре, чтобы подняться вверх. В естественных условиях такой опорой чаще всего служат растения, но иногда и скалы, а в условиях культуры — различные подпорки. Лианы относятся к комменсалам, но изредка могут причинить ущерб и даже вызвать гибель деревьев. Лианы делят на две группы: мелкие и крупные. Среди мелких лиан преобладают травянистые формы, хотя есть и деревянистые. Они развиваются в нижних ярусах лесов, а иногда (вьюнок — *Convolvulus*, подмаренник — *Galium*, марена — *Rubia* и др.) и среди травяного покрова. Крупные лианы обычно бывают деревянистыми. Они достигают вершин деревьев второго, иногда первого яруса. У этих лиан обычно очень длинные и иногда настолько крупные водоносные сосуды, что они видны на поперечном срезе простым глазом. Эта особенность связана с необходимостью поднимать огромные количества воды в крону лианы, иногда не уступающую по величине кроне дерева, по стволу, диаметр которого во много раз меньше диаметра обычного дерева. Древесина в стволах лиан часто разделена на отдельные клинья, между которыми развита паренхимная ткань. Эта особенность связана со сгибанием стебля лианы в различных направлениях при обвивании ее вокруг дерева и при движениях ее гибких стеблей, свешивающихся фестонами с деревьев. Стебли лиан часто имеют очень длинные междоузлия и быстро растут не ветвясь, пока не достигнут того яруса, в котором обычно развертывается листва этих растений (рис. 61).

Всходы и молодые растения лиан по характеру роста первое время не отличаются от окружающих молодых деревцев. На ранних фазах развития крупная лиана очень теневынослива, но крона взрослого растения весьма светолюбива. В поперечном сечении стволы лиан могут быть округлыми, сильно уплощенными, крылатыми, угловатыми, бороздчатыми; иногда они спирально скручены.



Рис. 61. Крупные лианы во влажном тропическом лесу, справа — ствол гнетума (*Gnetum*)

Крупные лианы иногда так быстро растут и развиваются в таких массах, что губят поддерживающие их деревья. Вместе с деревом-опорой лиана падает на землю и здесь гибнет или поднимается на другое дерево. Часто расстояние между основаниями стволов лианы и дерева-опоры измеряется десятком или несколькими десятками метров, что убеждает в том, что несколько промежуточных деревьев, служивших лиане опорой, погибли. Часто лианы фестонами перекинуты с одного дерева на другое, достигая длины 70, а в исключительных случаях (ротанговые пальмы) 240 *м*.

Роль лиан в жизни тропического леса огромна, так как их густые кроны резко уменьшают количество света, проникающего под полог леса. Будучи светолюбивыми, они в изобилии развиваются по опушкам, берегам рек и осветленным участкам. Часто они настолько тесно сплетаются с деревьями, что срубленное или погибшее дерево не падает, длительное время оставаясь на корню. С хозяйственной точки зрения лианы — сорные растения, так как конкурируют с деревьями, в том числе ценными.

В лесах умеренного пояса распространены исключительно или

почти исключительно мелкие лианы, поэтому они не играют здесь большой роли.

Душители. Душители начинают развитие в качестве эпифитов. Различные животные переносят их семена с одного дерева на другое. Очевидно, в связи с тем, что птицы — основные переносчики семян душителей — особенно охотно садятся на деревья по опушкам леса, у дорог и на других осветленных местах, именно здесь обилие душителей бывает наибольшим.



Рис. 62. Верхушка ствола фикуса-душителя во влажном тропическом лесу

Душитель образует корни двух родов: одни из них плотно прилегают к коре дерева-хозяина, ветвятся, анастомозируют и образуют плотную сеть, одевающую ствол дерева-хозяина, другие (видимо, свойственные не всем видам душителей) свешиваются верти-

кально вниз и, достигнув почвы, ветвятся в ней, доставляя душителю воду и минеральное питание. В результате затенения и сдавливания дерево-хозяин погибает, а душитель, к тому времени развивший мощный корневой «ствол», остается стоять на «собственных ногах» (рис. 62 и 63). На рис. 62 видны анастомозирующие



Рис. 63. Основание ствола фикуса-душителя во влажном тропическом лесу

корни, соединяющиеся во вторичный «ствол» душителя, в котором, однако, видны просветы. Ветви душителя расходятся почти горизонтально от места его прикрепления к стволу хозяина, ныне уже погибшего. На одной из правых ветвей душителя — эпифитные папоротники. Многочисленные лианы фестонами свисают с дерева. На рис. 63 хорошо заметно, что «ствол» душителя образован слив-

шимися корнями. Как и на предыдущем рисунке, видны многочисленные лианы различной величины.

Душители характерны для влажных тропических лесов. Душители находятся с деревьями-хозяевами в антагонистических отношениях. Для большей части душителей гибель дерева-хозяина не влечет за собой смерти душителя. Однако некоторые южноамериканские виды имеют настолько слабые корни, что при падении дерево-хозяин увлекает их за собой.

Воздействие выделений одних растений на другие. Взаимоотношения между растениями, в которых ведущую роль играют специфически действующие продукты обмена веществ, Молиш (Molisch, 1937) назвал аллелопатией[1]. К этим явлениям относится влияние растений друг на друга через вырабатываемые ими выделения. Они образуются как при свободной жизни растений рядом друг с другом, так и при паразитизме и взаимном влиянии пыльцы разных видов. Выделения веществ могут оказывать положительное или отрицательное влияние на растения того же вида или других видов. В частности, антибиотические вещества, препятствующие росту различных плесеней и бактерий, выделяют плесневые грибы, бактерии, актиномицеты, а также некоторые водоросли и лишайники. Эти выделения защищают растения от нападающих на них паразитов и тем самым ограничивают число видов, входящих в состав фитоценоза, или затрудняют развитие некоторых из них.

Вещества, выделяемые надземными и подземными органами живых растений, и органические соединения, получающиеся в процессе разложения мертвых растительных остатков и оказывающие влияние на другие растения, называются колинами (Грюммер, 1957; Rademacher, 1959; Börner, 1962). Среди колинов различают газообразные выделения надземных органов растений, прочие выделения наземных органов растений, корневые выделения, продукты распада мертвых растительных остатков.

Среди газообразных выделений большую роль играет этилен, в значительных количествах вырабатываемый некоторыми растениями (например, яблоками). Этилен задерживает рост, вызывает преждевременный опад листвы, ускоряет распускание почек и созревание плодов, оказывает положительное или отрицательное влияние на рост корней. Газообразные колины могут оказать воздействие на ход сезонных явлений в ценозе, а также подавить развитие тех или иных видов. Однако более или менее значительной роль газообразных колинов может быть лишь в аридных регионах, где обильно число растений, выделяющих различные легко испаряющиеся эфирные масла. Эти эфирные масла служат приспособлением к понижению температуры вокруг испаряющей поверхности, но одновременно могут оказывать определенное воздействие на те или иные растения.

Твердые и жидкие выделения надземных органов растений представляют собой минеральные и сложные органические соединения,

---

[1] Как указал Т. А. Работнов (1970), этот термин этимологически неудачен и не очень определенен.

которые вымываются из надземных частей растений осадками, иногда в весьма значительных количествах, и оказывают действие на другие растения, попадая на них непосредственно с дождем, росой или через почву, куда они вмываются. Есть указания, что выделения полыни горькой (*Artemisia absinthium*) задерживают рост многих растений, то же указывается для веществ, содержащихся в листьях ореха черного (*Juglans nigra*), а также в листьях и хвое многих древесных пород и некоторых кустарников и трав. Отмечается, что выделения кустарника энцелии мучнистой (*Encelia farinosa*), растущего в Калифорнии, препятствуют прорастанию и росту однолетних растений, однако во франкении (*Frankenia dumosa*), обитающей там же, содержатся те же токсические вещества, а под ней растет много однолетников. Таким образом, данные о влиянии веществ, вымываемых из надземных частей растений, несколько противоречивы. Это объясняется тем, что многие наблюдения выполнены в лабораторных условиях, а в природной обстановке вещества, выделяемые растениями, могут разрушаться микроорганизмами, а также рассеиваться, поглощаться почвой, водами и поэтому не оказывать того действия, которое наблюдается в опытах.

Что касается корневых выделений, то в настоящее время получен ряд веществ, обладающих высокой токсичностью даже при низких концентрациях. Так, из корней кустарника гваюлы была выделена транс-коричная кислота, тормозящая рост сеянцев этого кустарника даже при концентрации 50 *мг* на 1 *л* питательного водного раствора. Из корней овса был выделен скопелитин (производное кумарина), сильно задерживающий рост и развитие сорных трав. Вещества, оказывающие тормозящее воздействие на сеянцы, были получены из коры корней персика и яблони. Многие виды не выносят корневых выделений ястребинки волосистой (*Hieracium pilosella*). Почти полное отсутствие однолетних растений в растительном сообществе, свойственном Средиземноморью, — гариге — французские ученые объясняют действием корневых выделений.

Ранее корневым выделениям приписывалась главная роль в создании широко известного в практике «утомления почвы». Под утомлением почвы понимают такое изменение ее особенностей, которое вызывает ухудшение роста каких-либо растений после определенных предшественников и которое не связано с истощением питательных веществ в почве, так как оно не изчезает после внесения удобрений. После того как почва «отдохнет» в течение нескольких лет, утомление исчезает. Оказалось, однако, что это явление более сложно, чем предполагалось. Здесь главную роль играют скопления паразитических, в том числе патогенных организмов (часто нематод), а также нарушение микробиологического равновесия. Если выделение токсических веществ растениями и играет роль, то только там, где длительно высевают или культивируют одну и ту же сельскохозяйственную или плодовую культуру.

Подводя итоги значению растительных выделений в жизни фитоценозов, следует отметить, что такое влияние, несомненно, суще-

ствует. Однако в литературе значение выделений в жизни отдельных растений и растительного покрова нередко преувеличивается. До сих пор неясно, в каких сообществах и в какой степени сказывается действие колинов. В этом направлении необходимы новые исследования.

Паразиты и полупаразиты. Паразитические растения играют огромную роль в жизни фитоценозов, ослабляя одни растения, вызывая гибель других и тем самым способствуя лучшему развитию третьих.

Паразитов делят на две большие группы: факультативные и облигатные. Первые могут вести и паразитический, и сапрофитный образ жизни, как, например, грибы трутовики из рода полипорус (*Polyporus*), вторые ведут только паразитический образ жизни. В связи с этим облигатные паразиты обычно не сразу губят своего хозяина, а постепенно истощают его, в то время как факультативные паразиты весьма быстро приводят своего хозяина к гибели и переходят на питание его мертвыми тканями. Поэтому факультативные паразиты оказывают более существенное воздействие на растение-хозяина, чем облигатные.

Некоторые паразиты для прохождения полного жизненного цикла нуждаются лишь в одном виде растения, другие проходят одни стадии развития на одних растениях, другие — на других. Виды последней группы особенно интересны с фитоценологической точки зрения, так как связывают растения, обитающие в различных фитоценозах, и сами проводят часть своей жизни в одном фитоценозе, а часть жизни — в другом. Так, у ржавчины овсяничной (*Puccinia festucae*) одни стадии развития связаны с жимолостью, входящей в состав подлеска лесных фитоценозов, а другие — с луговыми злаками — овсяницами овечьей и красной.

К числу паразитов относятся многие грибы, некоторые слизевики, водоросли и лишайники, а также ряд видов цветковых растений. Паразитами следует считать и бактерии, вызывающие заболевания растений, животных и человека.

Кроме полных паразитов, существуют гемипаразиты (полупаразиты). Последние, имея хлорофилл, способны к ассимиляции и от растения-хозяина получают преимущественно минеральное питание в водном растворе.

Часть полупаразитов представляют виды, обычно обитающие на лугах, иногда в лесах, с очень слабыми корневыми системами. Эти растения присасываются своими корнями к корням цветковых растений. Это многие виды семейства норичниковых (Scrophulariaceae) из родов мытник (*Pedicularis*), марьянник (*Melampyrum*), зубянка (*Odontites*), очанка (*Euphrasia*), погремок (*Alectorolophus*) и др. Массовое их развитие может резко снизить качество луга, так как ценные в хозяйственном отношении травы сильно истощаются и резко снижают урожай.

Другую часть полупаразитов представляют виды семейства ремнецветных (Loranthaceae) из родов ремнецветник (*Loranthus*), омела (*Viscum*), макросолен (*Macrosolen*), форадендрон (*Phora-*

dendron) и др. Эти виды, поселяясь на ветвях деревьев и кустарников, внедряют гаустории-присоски в ткани хозяина, получая таким образом минеральное питание в водном растворе и одновременно ассимилируя органические вещества. Виды этого семейства вечнозеленые и встречаются по преимуществу в тропиках. В условиях умеренного климата наиболее широко распространена омела белая (*Viscum album*) на лиственных, реже на хвойных породах. В Крыму, на Кавказе и в Средней Азии на можжевельниках растет разумовския можжевельниковая (*Razoumovskia oxycedri*). Эти полупаразиты, по-видимому, произошли от эпифитов.

Паразиты играют существенную роль в жизни фитоценозов. Хотя обычно их количество незначительно, иногда они развиваются в массе, вызывая очень сильное угнетение и даже гибель хозяев. Так, повилика европейская (*Cuscuta europaea*) иногда сильно поражает крапиву двудомную (*Urtica dioica*), а повилика хмелевидная (*C. lupuliformis*) и однопестичная (*C. monogyna*) — иву (*Salix*). Полупаразиты из семейства ремнецветных иногда также обильно развиваются на деревьях. Особенно много их во влажных тропических лесах.

КОНКУРЕНЦИЯ. ОБЩИЕ ЗАМЕЧАНИЯ

Вслед за Ч. Дарвином борьба за существование (конкуренция) понимается нами в широком метафорическом смысле. Борьба за существование отмечается между особями одного вида (внутривидовая борьба), между особями разных видов (межвидовая борьба) и с неблагоприятными условиями среды.

Все эти три типа борьбы за существование обычно тесно связаны друг с другом. В борьбе за пищу, за влагу, с вредителями и паразитами растения конкурируют и с особями своего вида, и с особями других видов.

Особенно наглядны результаты межвидовой борьбы на границе двух одновидовых фитоценозов, образованных однолетними или многолетними растениями. На рис. 64 показаны изменения численности видов на границе между ассоциациями солероса травянистого (*Salicornia herbacea*) и шведки морской (*Suaeda maritima*) — верхний график; между ассоциациями офаистона однотычинкового (*Ofaiston monandrum*) и полыни солончаковой (*Artemisia salina*) — средний график; между ассоциациями шведки морской (*Suaeda maritima*) и лебеды бородавчатой (*Atriplex verrucifera*) — нижний график. Из этих видов первые три и пятый — однолетники, четвертый и шестой — многолетники. Стрелкой показано повышение местности. При постепенной смене условий (влажности почвы, ее солевого режима и других особенностей) один вид вытесняется другим, лучше приспособленным к изменившимся условиям. Одно растение оказывается более сильным, более конкурентномощным при одних определенных значениях факторов среды, другое — при других. Это и служит причиной победы того или другого вида в межвидовой борьбе.

Вытеснение одних видов другими на границе фитоценозов (правда, не одновидовых) происходит и без изменений условий среды, в результате различной конкурентной способности видов, в частности различной энергии вегетативного размножения. Так, в южных степях (Аскания-Нова) в некоторых случаях при неизменных ус-

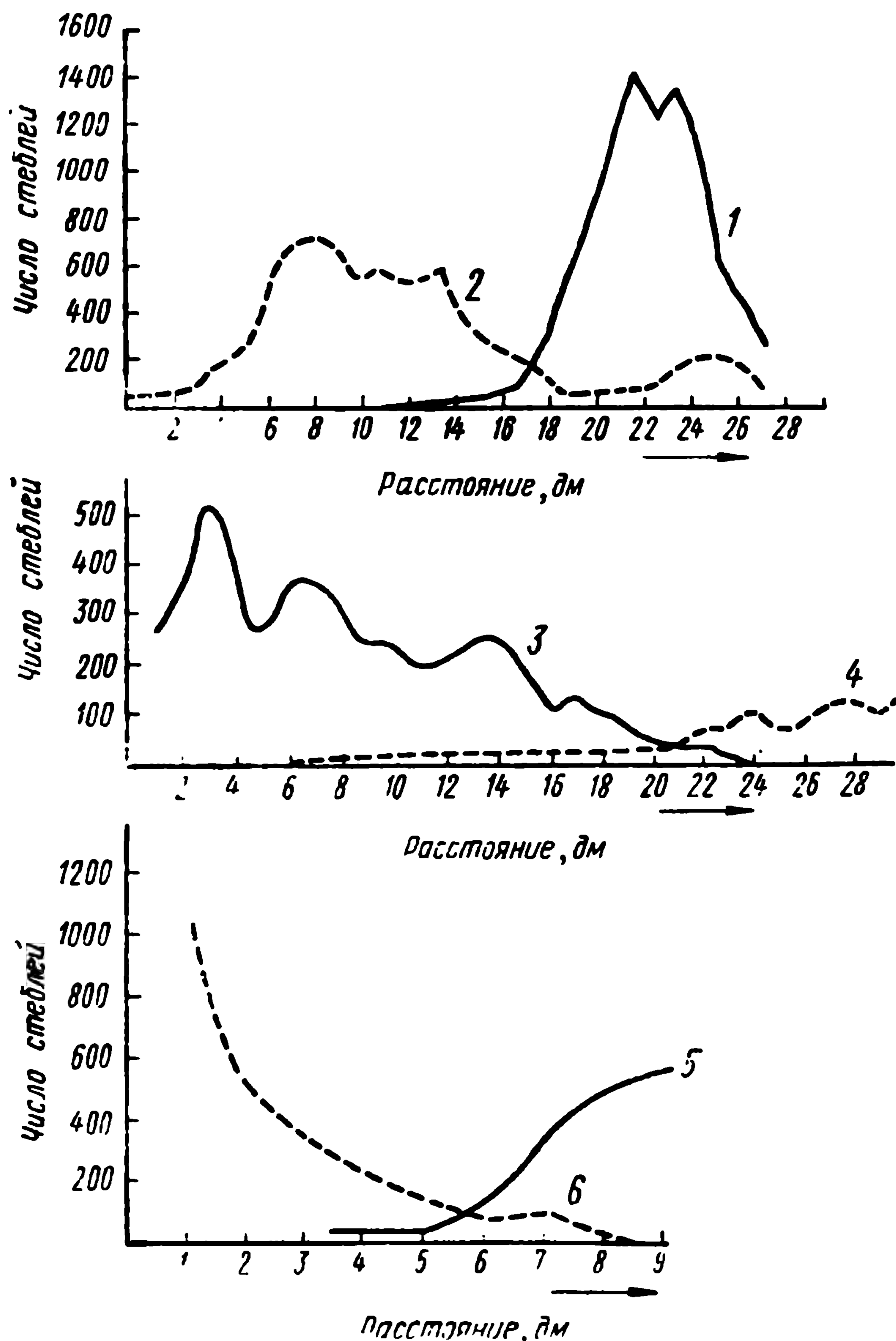


Рис. 64. Границы между ассоциациями солончаковых растений (по Шахову). Площадки одинаковые, примыкают друг к другу (длина 10 *см* и ширина 1 *м* или 0,5 *м*):

1 — Suaeda maritima, 2 — Salicornia herbacea, 3 — Artemisia salina, 4 — Ofaiston monandrum, 5 — Atriplex verrucifera, 6 — Suaeda maritima. Стрелка показывает повышение местности

ловиях рельефа и почв ромашник тысячелистниковый (*Pyrethrum achilleifolium*), образующий плотные латки, наступает на ковыльно-типчаковые фитоценозы, доминанты которых очень слабо вегетативно размножаются.

В результате борьбы за существование происходит дифференциация видов, образующих фитоценоз. Строение фитоценоза — не только результат борьбы за существование, но и результат приспособления растений к уменьшению напряженности этой борьбы.

В каждом фитоценозе подбираются растения, дифференцированные по принадлежности к различным жизненным формам, синузиям, ярусам, занимающие место в различных микроценозах, т. е. образующие группы, характеризующиеся неодинаковым отношением к среде и неодинаковым местом в фитоценозе. Подбираются также растения, дифференцированные по срокам прохождения сезонных фаз. Именно сочетание в одном фитоценозе растений с различными экологическими особенностями — тенелюбивых и светолюбивых, в различной степени приспособленных к недостатку влаги и другим факторам среды, позволяет фитоценозу наиболее полно использовать условия местообитания.

СОПРЯЖЕННОСТЬ ВИДОВ В ФИТОЦЕНОЗЕ

Одним из выражений разнокачественности видов, входящих в состав фитоценоза, является их сопряженность (ассоциированность). Сопряженность отмечается только по присутствию или отсутствию двух видов на пробной площадке. Существует положительная или отрицательная сопряженность. Положительная бывает тогда, когда вид В встречается с видом А чаще, чем это имело бы место при независимом друг от друга распределении обоих видов. Отрицательная сопряженность наблюдается тогда, когда вид В встречается вместе с видом А реже, чем это имело бы место при независимом друг от друга распределении обоих видов.

Данные по присутствию и отсутствию можно легко обработать с помощью таблицы сопряженности (табл. 9).

ТАБЛИЦА 9

Общая форма таблицы 2 × 2 для изучения сопряженности видов

		Вид А		
		+	—	
Вид В	+	a	b	$a+b$
	—	c	d	$c+d$
		$a+c$	$b+d$	$a+b+c+d=n$

Допустим, что число пробных площадок, на которых встречается либо вид А, либо вид В, либо оба вместе, таково, как указано в таблице. Под независимым распределением двух видов понимается такое их распределение, при котором присутствие одного вида на пробной площадке не отражается на вероятности найти там другой вид. В этом случае из общего количества площадок, на которых встречается вид А, равного $(a + c)$, доля $\frac{a+b}{n}$ будет, как можно ожидать, содержать вид В, иными словами, ожидаемое число образцов, содержащих оба вида,

$$a^1 = \frac{(a+b)(a+c)}{n}$$

Точно так же для других клеток таблицы ожидаемое число образцов окажется равным:

$$b^1 = \frac{(a+b)(b+d)}{n},$$

$$c^1 = \frac{(a+c)(c+d)}{n},$$

$$d^1 = \frac{(b+d)(c+d)}{n}.$$

Рассмотрим конкретный пример (Василевич, 1969). В табл. 10 приведено совместное распределение по встречаемости двух видов — *Trollius europaeus* и *Alectorolophus minor*.

ТАБЛИЦА 10

Сопряженность *Trollius europaeus* **и** *Alectorolophus minor*
(в скобках — ожидаемые частоты)

Trollius europaeus		*Alectorolophus minor* +	*Alectorolophus minor* −	
	+	8 (16)	31 (23)	39
	−	140 (132)	181 (189)	321
		148	212	360

В этом случае

$$a^1 = \frac{39 \times 148}{360} = 16,$$

$$b^1 = \frac{39 \times 212}{360} = 23, \quad c^1 = \frac{148 \times 321}{360} = 132,$$

$$d^1 = \frac{212 \times 321}{360} = 189.$$

Нетрудно видеть, что $a^1 + b^1 = (a + b)$, $a^1 + c^1 = (a + c)$ и т. д. Поэтому можно находить ожидаемые частоты более простым способом. Так, если мы уже вычислили $a^1 = 16$, то:

$$b^1 = (a + b) - a^1 = 39 - 16 = 23,$$
$$c^1 = (a + c) - a^1 = 148 - 16 = 132,$$
$$d^1 = (b + d) - b^1 = 212 - 23 = 189.$$

После этого находят критерий согласия χ^2 по формуле:

$$\chi^2 = \frac{(8-16)^2}{16} + \frac{(31-23)^2}{23} + \frac{(140-132)^2}{132} + \frac{(181-189)^2}{189} = 7{,}61.$$

Поскольку, зная численность одной клетки таблицы, можно вычислить значения численности всех остальных, таблица 2×2 имеет лишь одну степень свободы.

Теперь нужно выяснить, велик этот коэффициент χ^2 в данном случае или мал. Есть специальные таблицы (Плохинский, 1961, табл. XI), в которых приводятся максимальные значения коэффициента χ^2 для разных степеней вероятности того, что распределение соответствует случайному. Сравнивая в данном случае величину коэффициента χ^3 с приведенными в таблице, видим, что он выше максимальных коэффициентов для уровней 1 и 5% (соответственно 6,6 и 3,9) для одной степени свободы. Поэтому следует считать, что распределение двух приведенных видов не независимо друг от друга, не носит случайного характера.

Для более точного определения степени сопряженности двух и более видов существуют различные коэффициенты (см. Грейг-Смит, 1967; Василевич, 1969).

Н. Я. Кац (1943) предложил для вычисления сопряженности следующую формулу:

$$K = \frac{m \times 100}{n \times q},$$

где K — коэффициент сопряженности; m — число площадок, на которых данный вид встречен совместно со вторым; n — сумма чисел площадок, на которых каждый из двух видов зарегистрирован порознь; q — встречаемость вида в фитоценозе, т. е. процент площадок (от общей суммы взятых) в фитоценозе, на которых был встречен данный вид.

Если коэффициент сопряженности больше единицы, это значит, что данный вид встречается чаще с другим видом, чем без него (сопряженность положительная); если коэффициент сопряженности менее единицы, это значит, что данный вид чаще встречается без другого вида, чем с ним; если, наконец, коэффициент сопряженности равен единице, это значит, что виды индифферентно относятся друг к другу и встречаемость данного вида вместе с другим не отличается от общей встречаемости первого вида в фитоценозе.

Так, по данным Н. Я. Каца, в европейской части СССР в ельнике-кисличнике медуница лекарственная (*Pulmonaria officinalis*)

имела сопряженность с сочевичником весенним (*Orobus vernus*) — 6,33, с осокой волосистой (*Carex pilosa*) — 4,45 (в обоих случаях положительная), а с линнеей северной (*Linnaea borealis*) — 0,68 (отрицательная). Первые три вида свойственны широколиственным лесам, четвертый — темнохвойным. Следует полагать, что сопряженность тем выше, чем больше коэффициент сопряженности удаляется от единицы.

Чаще всего для определения сопряженности используют квадратные площадки по 1 $м^2$, иногда прямоугольные по 10 $м^2$; Б. А. Быков предложил круглые площадки по 5 $дм^2$ (радиус 13 *см*).

П. Грейг-Смит (1967) обращает внимание на то, что если величина пробной площадки соизмерима с величиной особи первого вида, то ложное представление об отрицательной корреляции с другим видом будет получено только потому, что две особи не могут занимать одно и то же место. В этом случае следует увеличить размеры площадок. Точно так же, если вид А имеет крупные размеры особей, а виды В и С — мелкие, то вытеснение этих видов с занятых особями вида А площадок создает впечатление, что между видами В и С существует положительная корреляция. Это представление тоже исчезает при достаточных размерах пробных площадок.

В случаях, когда задаются целью только установить наличие или отсутствие сопряженности, можно закладывать площадки в строго систематическом порядке, например вплотную друг к другу. Если же степень сопряженности устанавливается по одной из формул, необходим случайный отбор образцов.

О чем свидетельствует сопряженность? Если речь идет о положительной сопряженности, то она может иметь место в двух случаях: если виды «прилаживаются» друг к другу настолько, что чаще встречаются друг с другом, чем порознь: может же быть, что оба вида сходны по своим экологическим особенностям и чаще обитают вместе потому, что в пределах одного фитоценоза условия оказываются более благоприятными для обоих видов. Точно так же при отрицательной сопряженности она может зависеть от того, что в результате межвидовой борьбы оба вида стали антагонистами, а может быть связана с различным отношением этих видов к влаге, освещению и другим факторам среды, варьирующим в пределах фитоценоза.

ВНУТРИВИДОВЫЕ ОТНОШЕНИЯ

Непосредственный результат конкуренции между особями одного вида — вымирание части организмов с возрастом.

Лесоводам давно известно, что число стволов деревьев на единицу площади с возрастом насаждений уменьшается (табл. 11). При этом древостой изреживается тем быстрее, чем более светолюбива порода и чем лучше условия существования. Последнее связано с увеличением темпа роста в хороших условиях и, следова-

тельно, с быстрым возрастанием его потребностей, отчего конкуренция становится все более напряженной.

ТАБЛИЦА 11

Уменьшение общего числа стволов с возрастом
(по Г. Ф. Морозову, 1930)

Возраст в годах	Число стволов на 1 *га*		
	буковый лес на раковистом известняке	буковый лес на почве из пестрого песчаника	Сосновый лес на супесчаной почве
10	1 048 660	860 000	11 750
20	149 800	168 666	11 750
30	29 760	47 225	10 770
40	11 980	14 708	3 525
50	4 460	8 580	1 566
60	2 630	4 272	940
70	1 488	2 471	728
80	1 018	1 735	587
90	803	1 398	509
100	672	1 057	461
110	575	901	423
120	509	748	383
130	—	658	352
140	—	575	325
145—150	—	505	293

Сходная картина уменьшения количества экземпляров растений (на этот раз в течение одного сезона) наблюдается и в фитоценозах, образованных однолетними растениями.

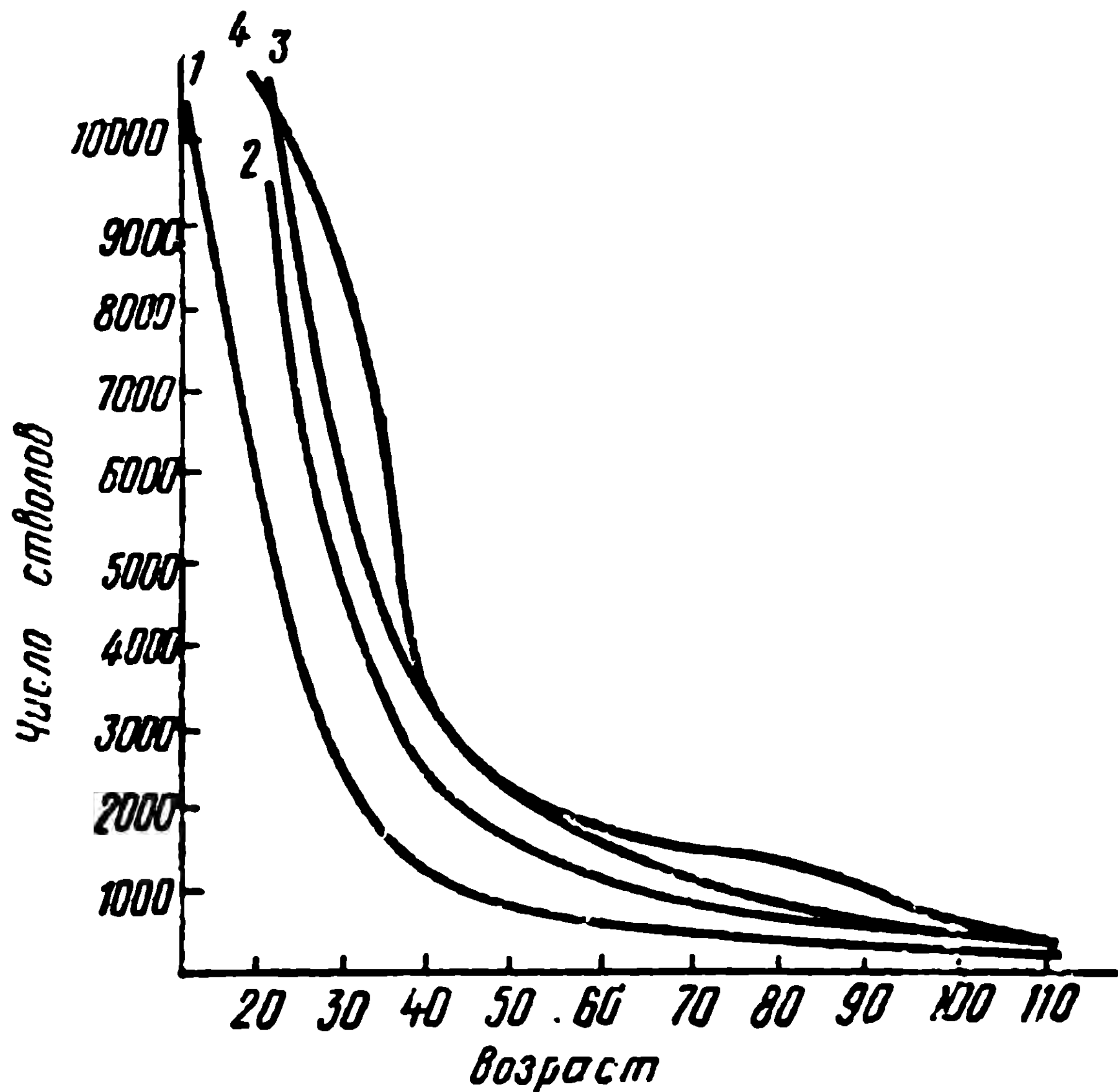


Рис. 65. Ход изреживания стволов с возрастом у разных пород (по Морозову):
1 — сосна, *2* — бук, *3* — ель и *4* — пихта

Количество отмирающих деревьев бука за 100 лет (от 10 до 110 лет) составляет более миллиона на богатых почвах и более 850 000 на бедных почвах, а для сосны — более 11 000, что связано с малым числом стволов этой породы уже в десятилетнем возрасте, поскольку сосна весьма светолюбива. Таким образом, за сто лет сохраняется одно дерево бука из 1800 на богатых почвах и из 950 на более бедных и одно дерево сосны из 28.

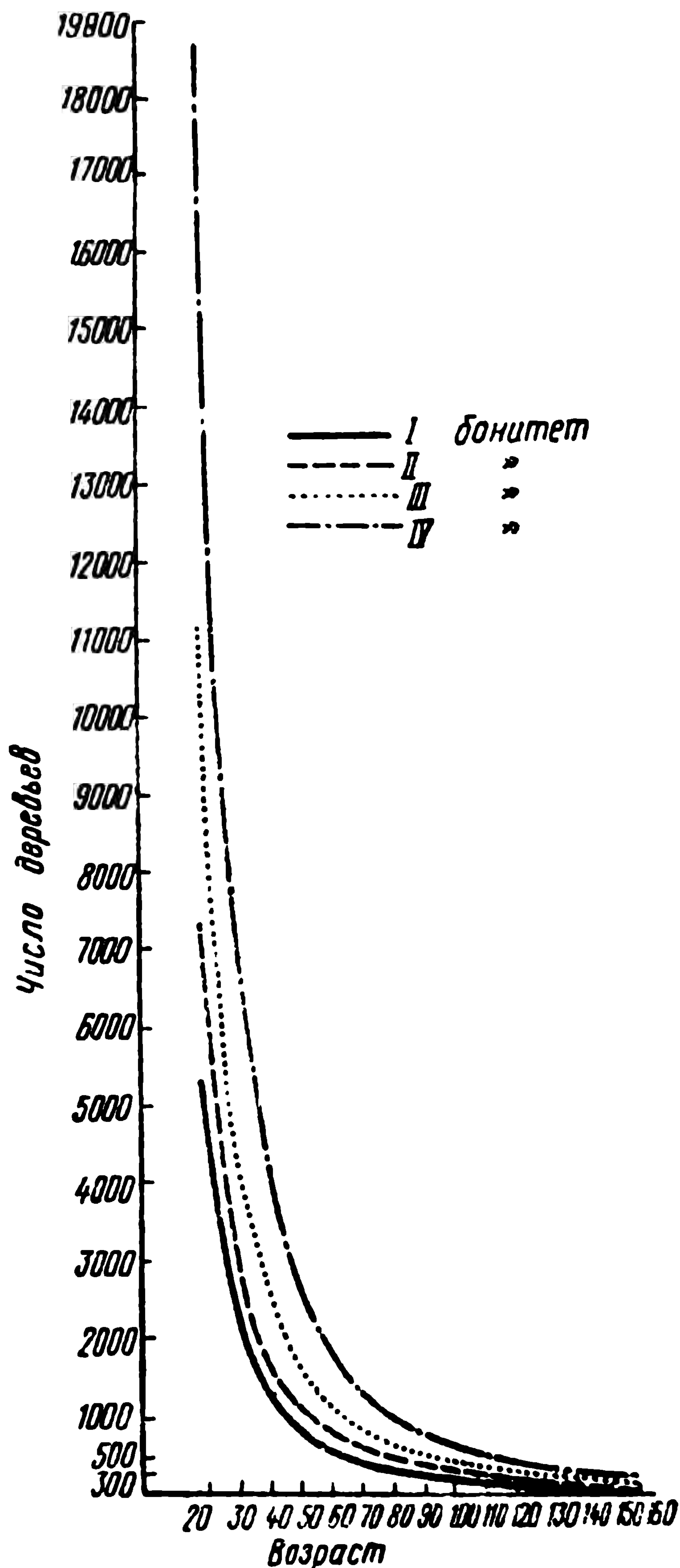


Рис. 66. Ход изреживания стволов дуба с возрастом (по Морозову)

Гибель деревьев особенно интенсивна в первые десятилетия и постепенно уменьшается с увеличением возраста леса. На рис. 65 показано, что гибель стволов более светолюбивой породы (сосна) происходит быстрее, чем гибель стволов теневыносливых пород (бук, ель, пихта).

Чем выше бонитет (добротность леса), тем меньше стволов остается на единицу площади. Так, если сравнить сосновые леса Ленинградской области в возрасте 40 и 120 лет, то в лесах первого бонитета процент сохранившихся деревьев составляет для господствующих деревьев 17,5 (490 из 2800), для угнетенных — всего 3,2 (30 из 950); в лесах четвертого бонитета процент сохранившихся господствующих деревьев составляет 20,0, угнетенных — 5,6 (рис. 66).

Приведенные данные охватывают жизнь древостоя лесов в возрасте свыше 10 лет. Сравнение количества появляющихся проростков и взрослых деревьев показало бы, что процент гибели значительно более высок. До взрослого состояния доживает одно дерево из тысяч и даже десятков и сотен тысяч.

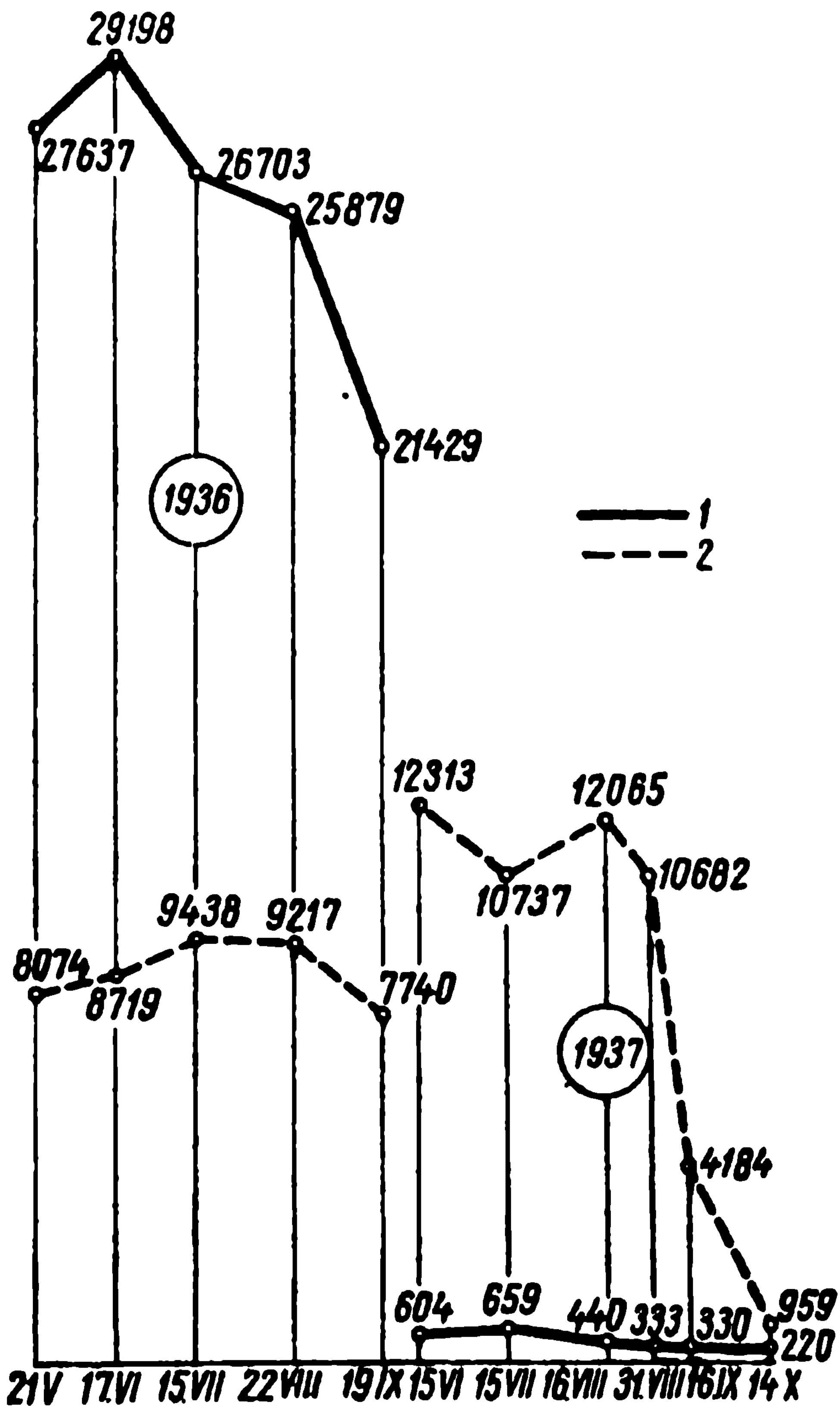
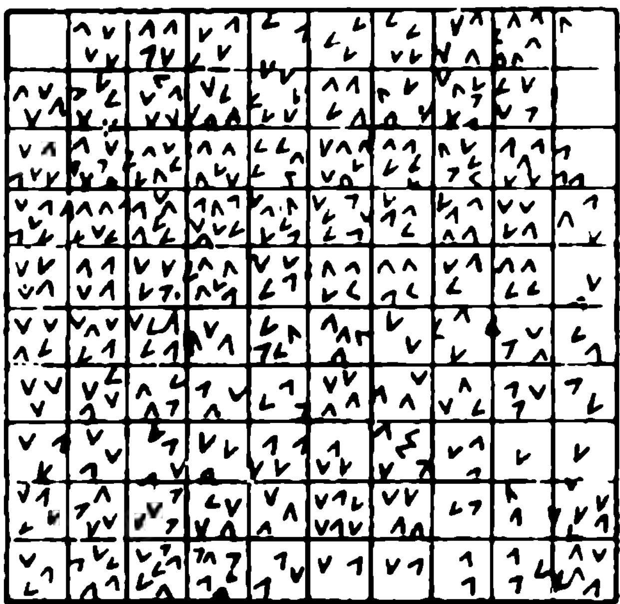
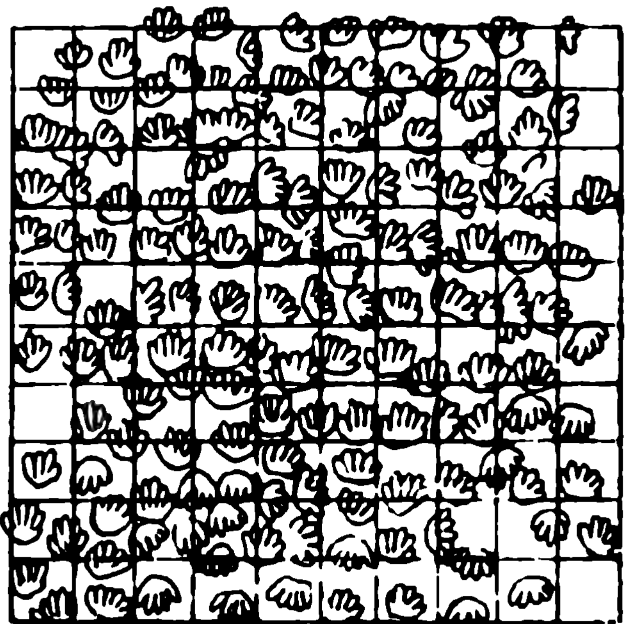
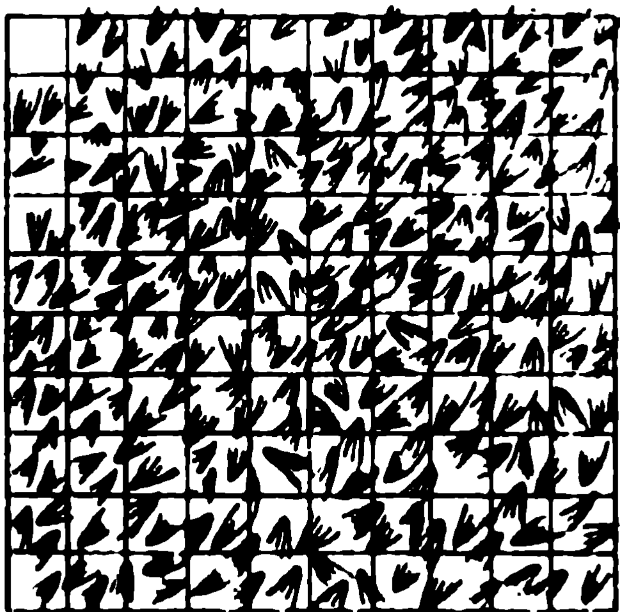


Рис. 67. Количество стеблей солероса (*Salicornia herbacea*) на 1 $м^2$ в зарослях солероса у оз. Котан-тал (Кустанайская обл. Казахской ССР) в 1936 и 1937 гг. (по Воронову и Тагуновой):







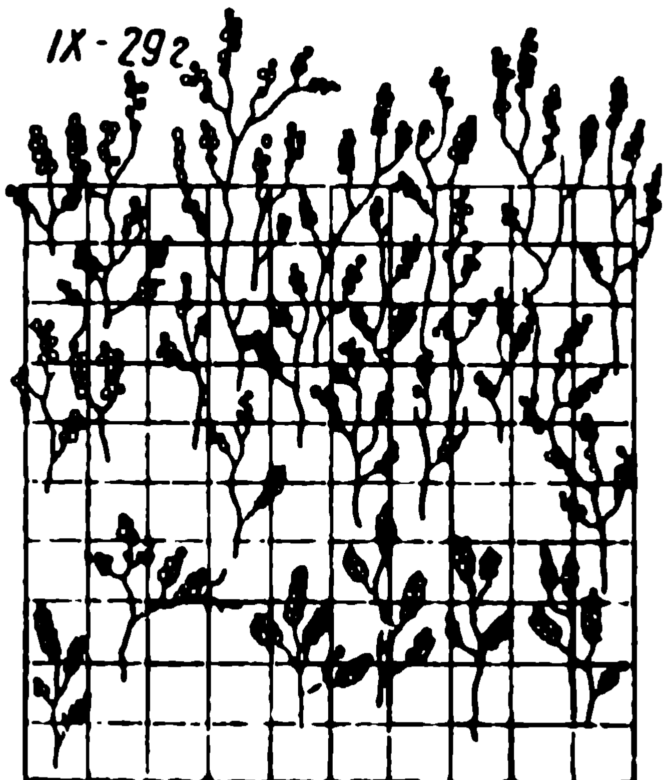


Рис. 68. Изреживание шведки (*Suaeda splendens*) на площадке 1 $м^2$ (по Закарян); над квадратами — даты наблюдений, под квадратами — число особей

Сходную картину уменьшения числа особей можно наблюдать в фитоценозах, образованных однолетними солянками — солеросом (рис. 67) и шведкой (рис. 68).

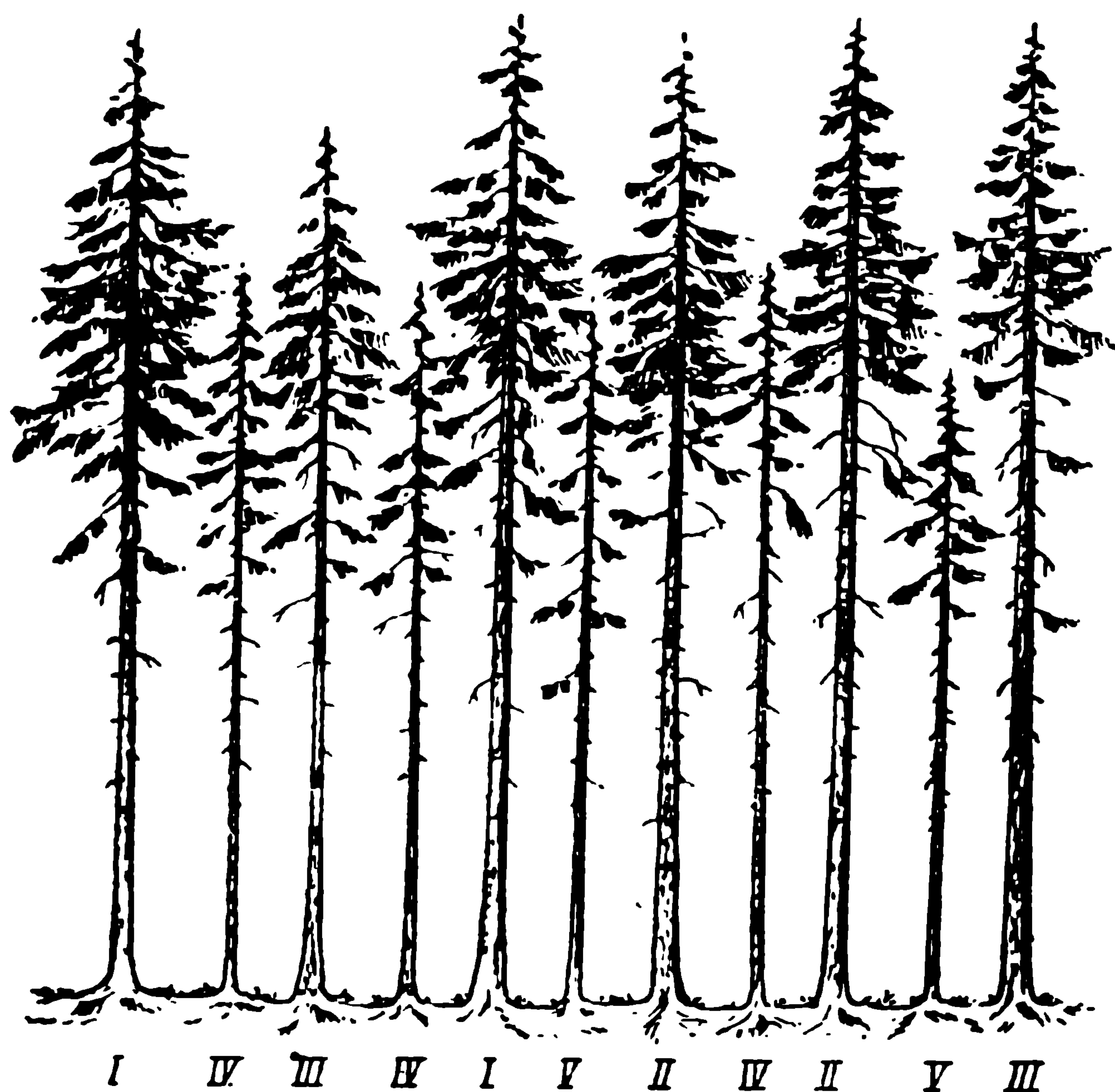


Рис. 69. Распределение деревьев в лесу по классам Крафта

В результате конкуренции между особями одного вида, как и при конкуренции между особями разных видов, но значительно более интенсивной, происходит дифференциация особей по высоте. В лесу деревья одного вида можно распределить по так называемым классам Крафта (рис. 69). Первый класс объединяет деревья исключительно господствующие, развитые исключительно хорошо, поднимающиеся выше других, второй класс — деревья господствующие, третий — согосподствующие, с кронами хуже развитыми, несколько сдавленными с боков, четвертый — заглушенные деревья, пятый — деревья вполне угнетенные, отмирающие или отмершие.

Точно такая же дифференцировка по высоте происходит и в фитоценозах, образованных однолетниками, например солеросом травянистым (*Salicornia herbacea*, рис. 70). Каждый вид имеет свою оптимальную плотность. Оптимальной плотностью называют те пределы плотности, которые обеспечивают наилучшее воспроизведение вида и его наибольшую устойчивость.

Для деревьев саванн эта оптимальная плотность весьма невелика, они растут поодиночке на значительном расстоянии друг от друга, зато для лесообразующих пород она гораздо выше, а для болотных сфагновых мхов (*Sphagnum*) чрезвычайно высока.

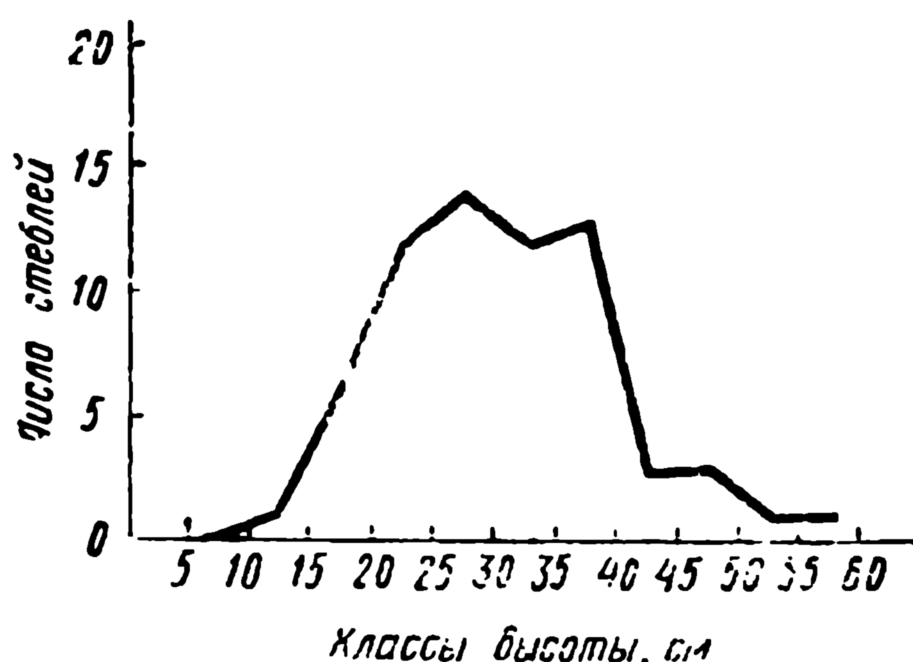


Рис. 70. Распределение солероса (*Salicornia herbacea*) по классам высоты (по Воронову и Тагуновой)

Реакция растений на загущение зависит от тех условий, в которых проходила эволюция вида: одни виды развивались в условиях высокой плотности популяции, другие — в условиях низкой плотности; в одних случаях плотность была постоянной, в других — непрерывно меняющейся. Виды, эволюционировавшие в условиях постоянной плотности, резко реагируют на повышение плотности за пределы оптимальной замедлением роста; виды, развившиеся в условиях непрерывно менявшейся плотности, реагируют на изменение плотности за пределы оптимума слабо.

А. П. Шенников (1942) установил, что каждый вид имеет экологический оптимум развития, сказывающийся на размерах особей вида, и фитоценотический, характеризующийся наиболее высокой ролью данного вида в фитоценозе, выражающейся в его обилии и степени проективного покрытия. Х. Элленберг (*Ellenberg*, 1953) предпочитает говорить о физиологическом и экологическом ареале вида, т. е. о тех условиях, в которых вид встречается в эксперименте, и тех, в которых он встречается в фитоценозе.

А. П. Шенников (1964) указывает, что эти оптимумы и ареалы могут не совпадать. Так, типчак (*Festuca sulcata*) господствует на верхушке луговой гривы, где и лежит его фитоценотический оптимум. Однако в условиях эксперимента он гораздо лучше развивается на влажной почве лисохвостного луга, где, по-видимому, находится экологический оптимум этого вида. Что касается лисохвоста (*Alopecurus pratensis*), то на гриве он развивается хуже, чем в условиях влажного луга, где господствует, и у этого вида экологический и фитоценотический оптимумы совпадают.

Многочисленны примеры несовпадения экологического и фитоценотического оптимумов. Так, многие галофиты лучше развиваются не на засоленных почвах, где они образуют сообщества, а на влажных почвах с незначительным содержанием солей. Многие растения скал с ксероморфным обликом свой экологический оптимум имеют на лугах. Таким образом, в ряде случаев в процессе борьбы за существование растения оттесняются в экстремальные условия из более благоприятных для них фитоценозов. Следовательно, несовпадение экологического и фитоценотического оптимумов — результат борьбы за существование между растениями.

Как указывает А. А. Шахов (1945), в процессе эволюции виды в какой-то степени приспособились к повышенным плотностям и могут давать эти повышенные плотности при совместном произрастании, хотя каждый экземпляр при этом чувствует себя хуже, чем в условиях экологического оптимума. Это обстоятельство также следует учитывать при объяснении несовпадения экологического и фитоценотического оптимумов.

К. М. Завадский (1957) различает несколько видов перенаселения: абсолютное, относительное, возрастное, условное и локальное.

Под абсолютным перенаселением автор понимает условия загущения, при которых неизбежно наступает массовая гибель, носящая общий характер. Как показали опыты В. Н. Любименко, О. Щегловой и З. Булгаковой (1925), при создании сверхгустого посева, при котором семена заделываются сплошным слоем или в два-три слоя, при условии очень дружных одновременных всходов на больших делянках, погибают все растения, кроме крайних на делянке. Образуется так называемый кольцевой посев. Таким образом, гибель в этом случае определяется не особенностями той или иной особи, а ее положением на делянке.

Под относительным перенаселением понимают такие условия загущения, при которых гибель растений более или менее повышена по сравнению с густотой, оптимальной для вида. При этом гибель избирательна, т. е. выживают экземпляры, обладающие какими-либо преимуществами в борьбе за существование. Действие отбора мягче, чем в случае абсолютного перенаселения.

Под возрастным перенаселением понимают перенаселение, возникающее в результате неравномерного роста корневых систем (например, у корнеплодов) или надземных частей растений (у деревьев). После наступления критического периода следует быстрое изреживание и фитоценоз перестает быть перенаселенным.

Условно перенаселенными называют сильно загущенные фитоценозы, в которых острота взаимоотношений между растениями снижена временной задержкой их роста до такой степени, что изреживание иногда полностью прекращается. Так, многие растения очень долго остаются в ювенильном (юношеском) состоянии, сохраняя весьма высокую выживаемость. Стоит вынудить растения к активному росту, как наступает настоящее перенаселение.

Локальным перенаселением называют случаи перенаселения в гнездовых насаждениях очень высокой плотности и малой площади, в которых благодаря малой площади гнезда выживание каждой отдельной особи определяется не положением этой особи в гнезде, а ее особенностями, иными словами, гибель здесь носит избирательный характер.

Каково же значение явлений перенаселения для борьбы за существование и, следовательно, для процесса эволюции?

Перенаселение — не всеобщий и не единственный фактор, вызывающий процесс естественного отбора. В зависимости от ряда обстоятельств роль перенаселения в процессе естественного отбо-

ра неодинакова. Перенаселение может иметь место в одних случаях и в одни периоды жизни растений и отсутствует в других случаях и в другие периоды жизни растений. В зависимости от степени перенаселения и от особенностей организмов оно способно как ускорять, так и замедлять процесс эволюции. При небольших степенях перенаселения оно вызывает дифференциацию особей и тем ускоряет процесс эволюции; при значительных степенях оно может вызвать обеднение популяции (делает ее более однородной), уменьшение плодовитости и в результате — замедление эволюционного процесса. Таким образом, перенаселение замедляет и ускоряет процесс естественного отбора, но не служит ему препятствием и не является непременным условием отбора, так как отбор может идти и без перенаселения. На возможность отбора без перенаселения обращал внимание еще Ч. Дарвин (Дарвин, 1837).

Мы знаем, что для двух наиболее крупных групп органического мира — животных и растений — значение перенаселения неодинаково: оно играет гораздо большую роль в растительном мире, так как подвижность животных позволяет им в ряде случаев уйти от перенаселения. Несомненно, что и для разных систематических и экологических групп растений перенаселение играет не одну и ту же роль.

Только развитие большего, чем может впоследствии выжить, количества проростков и молодых растений обеспечивает виду господство в фитоценозе. Если бы проростки вида, преобладающего в фитоценозе, были единичными, то в массах развились бы проростки другого вида, и этот другой вид мог бы стать доминирующим в фитоценозе. Господствующий вид обычно дает большое количество проростков, но совершенно естественно, что лишь небольшая часть достигает зрелости. Значит, гибель большого количества молодых растений в данном случае неизбежна, именно она обеспечивает процветание вида и сохранение его положения в фитоценозе. Кроме молодых растеньиц погибает большое количество диаспор — зачатков растений (семена, плоды, споры) — еще до начала их развития (поедаются животными, погибают в неблагоприятных условиях и т. д.). Таким образом, огромное количество диаспор, образуемых растениями, обеспечивает не только господство, но зачастую и само существование вида.

Ч. Дарвин писал, что внутривидовая конкуренция всегда более ожесточенна, чем межвидовая, поскольку особи одного вида более сходны друг с другом и предъявляют более сходные требования к среде, чем особи разных видов. Однако в природе, по-видимому, все сложнее. Так, при воспитании двух видов в чистых посевах и в смешанных (причем суммарное число особей на единицу площади в смешанном посеве равно числу особей на единицу площади в чистых посевах обоих видов) наблюдаются три типа взаимоотношений (Сукачев, 1953).

1. При совместном посеве оба вида развиваются лучше, чем каждый из них в одновидовом посеве. В этом случае межвидовая

борьба оказывается слабее внутривидовой, что соответствует точке зрения Ч. Дарвина.

2. Из двух видов один лучше чувствует себя в смеси, чем в чистом посеве, а второй — хуже в смеси и лучше в чистом посеве. В этом случае для одного из видов межвидовая борьба оказывается более суровой, чем внутривидовая, а для другого — наоборот. Причины этого различны: выделение одним из видов колинов, вредных для особей другого вида, различие экологических особенностей видов, влияние продуктов разложения отмерших остатков одного вида на другой, различия в строении корневой системы и других особенностей.

3. Оба вида чувствуют себя в смеси хуже, чем в одновидовых посевах. В этом случае для обоих видов внутривидовая борьба менее сурова, чем межвидовая. Этот случай очень редок.

Следует иметь в виду, что отношения между парой каких-либо видов зависят от условий опыта: состава питательной среды, исходной численности растений, условий освещения, температурного режима и других причин.

Этот интересный вопрос заслуживает более детального изучения.

Внутривидовая борьба может быть связана с межвидовой. Так, сочетание обоих типов борьбы имеет место в тех случаях, когда растения «соревнуются» в защите от травоядных животных, от паразитов или когда растения подавлены другими, более мощными и конкурентноспособными растениями, борющимися с ними в фитоценозе из-за влаги, минеральных веществ и света.

Мы рассмотрели далеко не все возможные случаи взаимоотношений между растениями, а только формы отношений, играющие наиболее существенную роль в фитоценозе.

ГЛАВА 6

ВЛИЯНИЕ ФИТОЦЕНОЗА НА СРЕДУ

Современная биосфера сложилась под влиянием органического мира нашей планеты. Солевой режим вод, газовый состав атмосферы, характер почвенного покрова — все это результат круговорота веществ в природе, в котором весьма существенное участие принимают растения и животные. Однако для каждого организма и биоценоза другие организмы и биоценозы, а также мертвые природные тела — горные породы, воздух, вода и пр. — представляют собой среду. Часто различают внешнюю среду (то, что окружает организм или биоценоз) и внутреннюю среду (то, что находится внутри организма или биоценоза, но не является его частью, — газы в межклетниках организма, биотоп, связанный с тем или иным биоценозом). Каждую особенность среды, качественно отличную от других особенностей, называют фактором среды.

Классифицируют факторы среды следующим образом:

I. Абиотические факторы.

1. Климатические факторы (свет, тепло, влага, воздух).

2. Эдафические факторы (почва для наземных обитателей; вода для обитателей водной среды).

3. Орографические факторы (рельеф).

II. Биотические факторы.

1. Растения.

2. Животные.

III. Антропоургические (антропогенные) факторы.

1. Человек.

Некоторые авторы, особенно зарубежные, объединяют влияние растений, животных и человека в одну группу биотических факторов. Это принципиально неверно. Во-первых, характер воздействия человека на растительность и вообще на природу определяется социальными факторами, прежде всего общественным строем, а характер воздействия растений и животных — их биологическими особенностями. Во-вторых, человек зачастую воздействует на природу сознательно, хотя далеко не всегда предвидя все последствия своего воздействия, а животные и растения — бессознательно. В третьих, масштабы воздействия человека несравнимы с масштабами воздействия животных и растений.

Нередко орографические факторы относят к группе эдафиче-

ских, но лучше, как это делают В. Н. Сукачев и Ж. Браун-Бланке, выделять их в особую группу. Это связано с тем, что орографические факторы в отличие от эдафических оказывают двоякое воздействие на отдельные растения и растительный покров в целом. С одной стороны, на различных элементах рельефа (склоны, их подножия, вершины и т. д.) создаются неодинаковые условия существования, с другой — характер рельефа, например существование горных цепей, сказывается далеко за пределами местности, имеющей данный тип рельефа. Так, в Закавказье смогли сохраниться реликтовые леса только благодаря Главному Кавказскому хребту, преграждающему путь холодным воздушным массам.

Х. Гамс (Gams, 1918), Л. Г. Раменский (1924) и В. Н. Сукачев (1930) различают две категории факторов, влияющих на растения или на растительный покров в данном месте. К первой категории авторы относят физические и химические свойства местной среды (свет, тепло, вода, соли, воздух, кислотность почвы и т. п.), действующие физиологически. Эти факторы, составляющие совокупность жизненных условий растения, по предложению Гамса, называют прямыми или прямодействующими. Во вторую категорию входят факторы более широкого значения, которые определяют перечисленные выше прямодействующие факторы (жизненные условия). К этой группе факторов относят климат, рельеф, горные породы, почвы, уровень грунтовых вод, окружение соседними ландшафтами и т. п. Эти факторы называют косвенными (или энтопическими), а их совокупность Л. Г. Раменский предложил называть энтопией.

В. Н. Сукачев считает, что особенности растительного сообщества всегда непосредственно определяются действием прямых факторов (условий среды). Однако и косвенно действующие факторы оказывают весьма существенное воздействие на жизнь фитоценоза. Так, при различной комбинации таких факторов могут создаться сходные условия существования для фитоценоза данного типа. Местообитания, сходные по воздействию на фитоценоз, А. Каяндер (Cajander, 1909, 1913) предложил называть биологически равноценными.

Видимо, любой или почти любой фактор прямо или косвенно влияет на растения. Так, ветер может действовать прямо, сгибая или ломая растения, а может действовать косвенно, изменяя температуру и влажность воздуха вблизи растения. Поэтому правильнее говорить не о прямых и косвенных факторах, а о прямом и косвенном действии каждого отдельного фактора. В связи с этим неправильно ограничивать понятие среды лишь прямодействующими факторами, как это делает В. Н. Сукачев (1930).

Факторы среды действуют не поодиночке, а совокупно. При этом действие какого-либо фактора зависит от уровня действия других факторов или действие одного фактора может частично замещаться действием другого фактора. Многочисленные факторы подобного рода замещений приводит Е. Рюбель (Rübel, 1922). Обзор экспериментальных исследований в этом направлении дан Т. А. Работновым (1967).

Известно, например, что на более плодородных почвах растения, обитающие под пологом леса, зачастую довольствуются меньшим количеством света, чем произрастающие на менее плодородных почвах. Например, лещина лесная (*Corylus avellana*) на хороших плодородных почвах развивает густую крону с относительным минимумом света 1/50 — 1/60, а на тощих почвах имеет редкую крону со световым минимумом 1/18—1/20 (Люндегорд, 1937)[1]. Т. А. Работнов (1967) указывает, что, по данным Э. Клаппа, под влиянием азотистого удобрения происходит мезофитизация не только сухих, но и сырых лугов. Иными словами, как пишет Элленберг, «азот заменяет кислород». Как указывает Клапп, «удобренный травостой использует влагу лучше, чем неудобренный». Число примеров замещения действия факторов можно было бы увеличить.

Влияние среды на фитоценоз многообразно. Среда определяет возможность существования в данном месте того или иного фитоценоза, а фитоценоз развивается в постоянном взаимодействии с внешней средой. Современный рисунок растительного покрова, характер распределения фитоценозов по земному шару определяются действием факторов среды — климатических, орографических, эдафических, биотических и антропогенных. При этом от одних факторов зависят наиболее общие особенности распределения растительного покрова, от других — детали этого распределения.

Из диаспор (так называется любая часть растения, естественно отделяющаяся от него и служащая для его размножения, например спора, семя, плод, луковичка, клубень), которые попадают в то или иное место, могут развиваться только те растения, которые приспособлены к условиям окружающей среды. По мере усложнения строения фитоценоза все более увеличивается значение среды, создаваемой фитоценозом, так называемой фитосреды, к которой приспосабливаются образующие этот фитоценоз растения. По мере своего развития растительный покров и для животных, обитающих в биоценозе, создает условия существования, все в меньшей степени зависящие от факторов внешней среды. Таким образом, если на начальных этапах развития биоценоза обитающие в нем растения и животные полностью зависят только от условий внешней среды, то по мере эволюции биоценоза взаимоотношения между организмами, образующими биоценоз, все усложняются и появляется, а затем усиливается их зависимость от фитосреды. При этом состав и строение биоценоза постепенно изменяются под влиянием двух причин: во-первых, под влиянием постепенного изменения внешней среды и, во-вторых, в результате все большего приспособления организмов, входящих в состав биоценоза, друг к другу, которое может происходить и без изменения внешней среды.

---

[1] Относительным минимумом света называется интенсивность света в наиболее затененных местах кроны, где еще могут существовать живые листья, выраженная в долях от силы света на поверхности кроны или на открытом месте.

При таком постепенном изменении особенностей биоценоза иногда с трудом можно установить тот момент, когда один ценоз превращается в другой. Биоценоз, который существует сегодня, уже не тот, который был вчера: погибли одни растения, появились проростки других. В то же время он остается тем же, поскольку в нем сохранились господствующие виды, в общих чертах остались неизменными прежний видовой состав и прежняя структура. Именно поэтому часто нелегко найти тот момент, когда накопившиеся количественные различия превратятся в качественные и когда, следовательно, старый ценоз сменяется новым. Таким образом, относительной непрерывности растительного покрова в пространстве соответствует его непрерывность во времени.

Изменения среды могут вызвать и быстрые смены фитоценозов. Эти смены, как правило, вызываются причинами, выходящими за рамки обычных изменений среды: затоплением, осушением, пожарами, распашкой, усиленным выпасом, вырубкой. Особенно часто такие смены вызывает деятельность человека, хотя и до его появления на Земле такие явления, например, как пожары, выпас копытных, имели место.

Действием факторов среды обусловлено как размещение фитоценозов в пределах того или иного района, так и их распределение по земному шару. Зональное распределение фитоценозов обусловливают особенности климата, прежде всего распределение по земному шару тепла и влаги, а их провинциальное распределение — особенности геологического строения, характер рельефа и очертания береговой линии. Высотную поясность определяет высота над уровнем моря, экспозиция склона и угол наклона поверхности, а распределение фитоценозов в пределах небольшого района — особенности микро- и мезорельефа и геологическое строение, сказывающееся на характере почвенного покрова.

В составе, строении и размещении фитоценозов проявляется результат действия не только современной среды, но и среды прошедших геологических периодов. Поэтому каждый фитоценоз, один в большей степени, другой — в меньшей, имеет те или иные реликтовые (остаточные) черты, свидетельствующие о приспособлении к условиям прошлого. Эти реликтовые черты выражаются в видовом составе, сезонной ритмике, наборе жизненных форм или в других особенностях.

Отношения между организмами и биоценозами с одной стороны и средой — с другой не исчерпываются односторонним влиянием среды на организмы и на биоценозы. В свою очередь как отдельные организмы, так и биоценозы оказывают влияние на среду. Растение, всасывая питательные вещества из почвы, изменяет ее химизм; после отмирания оно обогащает почву органическим веществом и нередко производит перераспределение солей в почве. Пробуравливая почву корнями, растение изменяет условия аэрации почвы, ее водопроницаемость и структуру; поглощая влагу, оно вызывает ее перераспределение в почве и иссушение почвы, а ис-

паряя влагу, снижает уровень грунтовых вод и изменяет свойства воздуха вокруг растения и т. д.

Различия в отношении к среде отдельного растения и фитоценоза заключаются в качественном своеобразии воздействия на среду отдельного растения и фитоценоза. Фитоценоз, воздействуя на окружающую среду, создает свою внутреннюю среду — фитосреду. Этот термин был введен в 1935 г. В. В. Ревердатто, который писал: «Фитосреда — это не что иное, как внешняя среда, преломленная в фитоценозе». Так, в лесу относительная влажность воздуха выше, чем на открытом месте, максимальные температуры летом ниже, а минимальные несколько выше, чем на открытом месте, поэтому и суточная амплитуда температур ниже, чем на открытом месте. В условиях фитосреды возникают и развиваются новые виды. Сама фитосреда изменяется в процессе развития фитоценоза. К условиям фитосреды приспосабливаются и животные, обитающие в фитоценозе; она влияет и на процесс их видообразования.

По отношению к данному фитоценозу животные и растения, образующие соседние биоценозы, представляют собой факторы внешней среды. То же следует сказать и о животном населении этого биоценоза. Однако растения, составляющие фитоценоз, нельзя рассматривать как что-то внешнее по отношению к нему. Они компоненты и ингредиенты данного фитоценоза.

Влияние фитоценоза на среду не ограничивается созданием фитосреды. Оно гораздо шире. Давно, например, известно, что леса влияют на режим стока. Они задерживают талую снеговую и дождевую воду, которая в этом случае не стекает быстро по поверхности, а в значительной степени впитывается в почву. Поэтому поверхностные и грунтовые воды с облесенной территории медленно и более равномерно, чем с необлесенной площади, поступают в реки, а уровень рек меньше повышается в период таяния снега или дождей, но зато меньше понижается и в сухой период. Вырубка лесов в бассейне реки вызывает быстрое поступление снеговой и дождевой воды в реки, бурное половодье и сильный спад уровня в сухой период.

Таким образом, фитоценоз в большей или меньшей степени меняет не только среду непосредственно примыкающей к этому фитоценозу территории, но и среду ландшафтов, иногда весьма далеких от местонахождения данного фитоценоза.

В той или иной степени фитоценоз преобразует все особенности среды.

ВЛИЯНИЕ ФИТОЦЕНОЗА НА СВЕТ

Часть лучистой энергии, падающей на поверхность растений, образующих сообщества, отражается, часть поглощается растениями, часть проникает внутрь сообщества и там или поглощается растениями нижних ярусов, или достигает поверхности почвы. При

этом сила света постепенно снижается, а спектральный состав его меняется.

Таким образом, растительные сообщества дифференцируют световые условия, характерные для той или иной местности: во-первых, неодинаковые условия создаются в разных фитоценозах, во-вторых, в разных участках и ярусах одного и того же фитоценоза, в-третьих — в одном и том же фитоценозе в разные сезоны года.

О количестве отраженных лучей дает представление альбедо — отношение отраженной лучистой энергии к общему количеству лучистой энергии, падающей на какую-либо поверхность, выраженное в процентах. Альбедо елового и соснового леса составляет 10—18, лиственного леса — 13—17, свежей зеленой травы — 26, ржи и пшеницы в различных стадиях вегетации — 10—25% (Виткевич, 1955). Не только все фитоценозы имеют одинаковое альбедо, но и альбедо одного и того же фитоценоза меняется в разные периоды, например в сухой и во влажный.

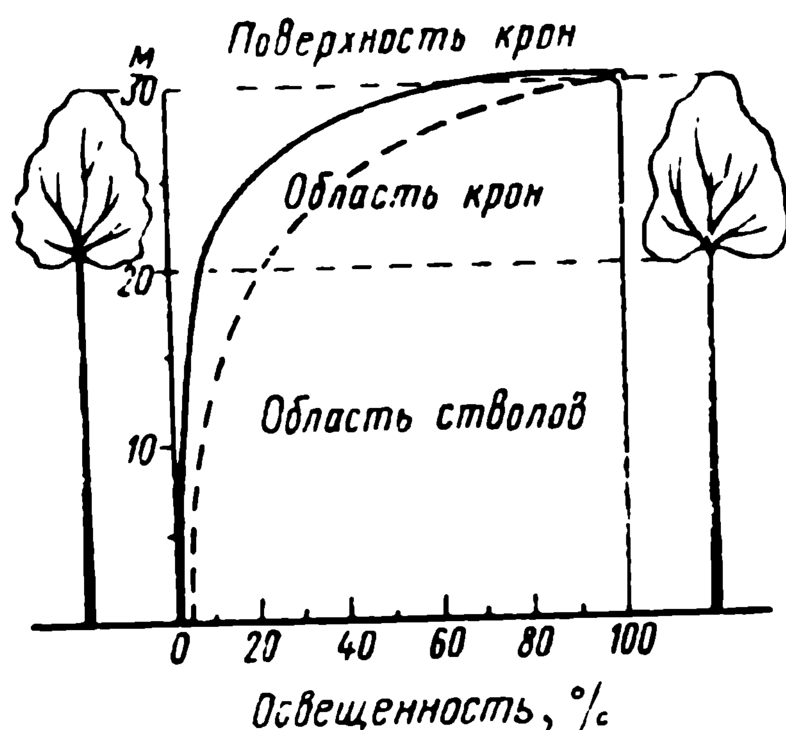


Рис. 71. Уменьшение освещенности от поверхности крон к почве в солнечный (сплошная линия) и пасмурный (пунктир) день в густоолиственном буковом лесу 120—150-летнего возраста (по Траппу)

Количество света, проникающего в фитоценоз, значительно меньше полного дневного солнечного освещения (рис. 71). В тенистом буковом лесу снижение освещенности в кронах и под кронами происходит очень быстро. Количество света, проникающего на поверхность почвы или в нижние ярусы растительного покрова, в разных фитоценозах варьирует. Оно зависит от относительного минимума света, характерного для растений, образующих верхний ярус. По Г. Люндегорду (1937), для лиственницы европейской (*Larix decidua*) относительный минимум света составляет 20% от полного дневного освещения, для сосны обыкновенной (*Pinus silvestris*) — 11,1—9,1, для дуба черешчатого (*Quercus pedunculata*) — 3,8, для ели европейской (*Picea excelsa*) — 3,0, для бука лесного (*Fagus silvatica*) — 1,7—1,3, для самшита (*Buxus sempervirens*) — 1%. Конечно, величина относительного минимума света зависит от географической широты местности и от условий питания растений. Приведенные цифры показывают, что в сосновом лесу гораздо светлее, чем в еловом или самшитовом, так как хвоя сосны перестает расти уже при 9,1% от полного освещения, а листья самшита — лишь при 1%.

Освещенность под пологом дубового леса составляет 3,5, под пологом вязово-кленового леса — 0,4 и под пологом влажного тропического леса — 0,2%. Таким образом, под полог леса, если толь-

ко лес достаточно густ, зачастую проникает менее 1% солнечного света.

Снижается освещенность и в травянистых фитоценозах. Так, по Г. Люндегорду (1937), на уровне верхних затененных листьев в посадках картофеля она составляет 40, а под растениями — лишь 3% от полного освещения, т. е. снижается в 13 раз.

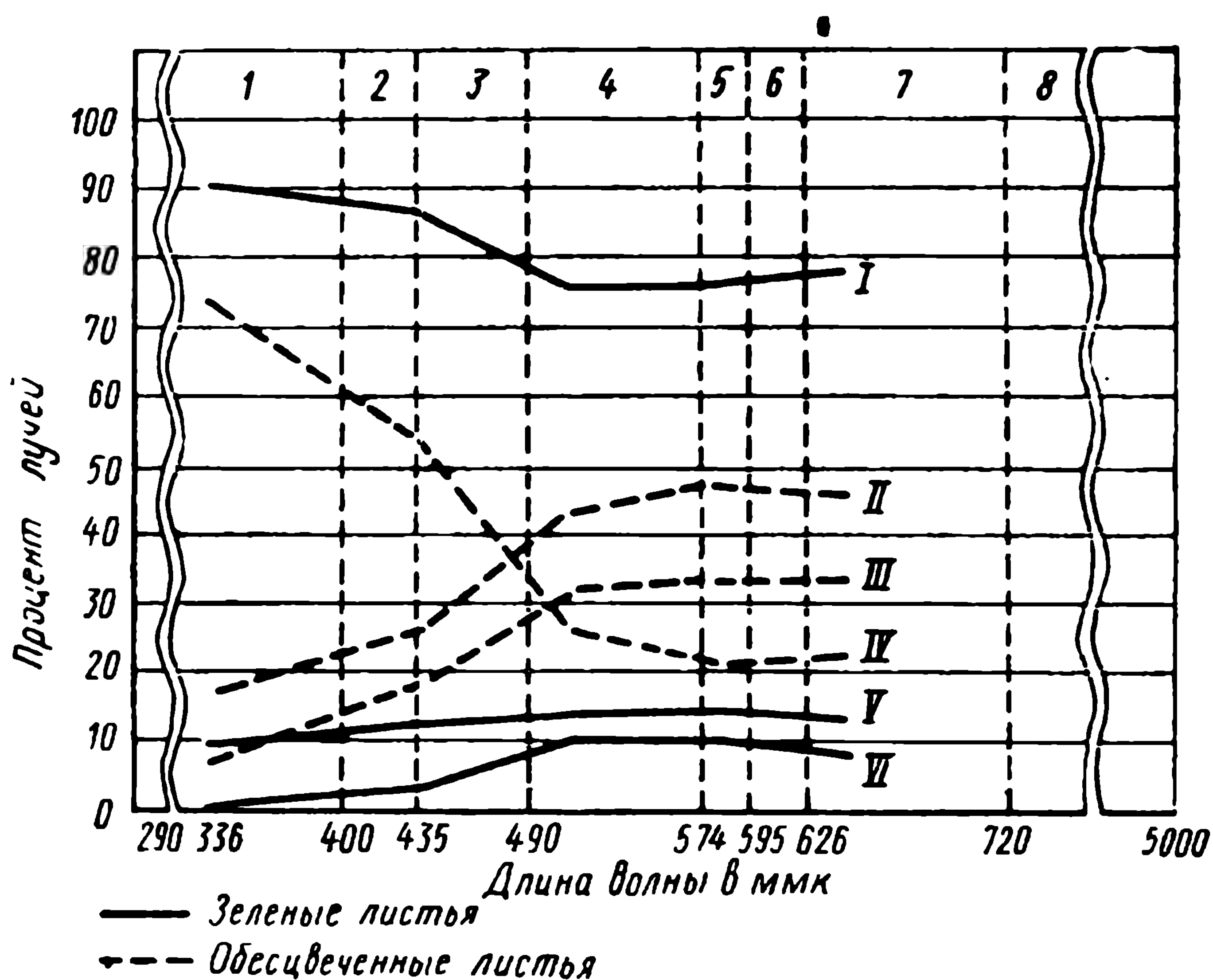


Рис. 72. Относительное прохождение через листья (*III*, *VI*), отражение (*II*, *V*) и поглощение (*I*, *IV*) света в различных областях спектра в процентах от падающего света для зеленых и обесцвеченных листьев 10 видов растений (по Сейболду):

1 — ультрафиолетовые лучи, *2* — сине-фиолетовые, *3* — голубые, *4* — зеленые, *5* — желтые, *6* — оранжевые, *7* — красные, *8* — инфракрасные

Под полог верхнего яруса в растительное сообщество проникает свет прямой, сквозь участки между кронами и в виде так называемых солнечных бликов; рассеянный, частично сквозь просветы в кронах и между кронами, частично отраженный от листьев и стеблей растений и от поверхности почвы; преломленный, проходящий сквозь листья. При этом спектральный состав света меняется как при прохождении сквозь листья, так и при отражении поверхностью листьев и других органов растений. Листья (рис. 72) больше отражают физиологически малоактивных лучей (зеленая часть спектра) и меньше физиологически активных лучей (сине-фиолетовая и оранжево-красная части спектра). По данным Л. А. Иванова (1946), от травы отражается в среднем 25% падающих лучей солнца, из них физиологически активных — только 4%.

Общее количество отраженных листьями лучей заметно зависит от особенностей листовой поверхности. Так, окрашенная в белый

цвет нижняя часть поверхности листа белого тополя отражает, по данным Ж. Тоумей и К. Корстиан (Toumey and Korstian, 1937), около 50% падающих на нее лучей, а окрашенная в зеленый цвет верхняя поверхность листа сирени — от 3,0 до 6,6% Конечно, количество отраженных лучей зависит и от условий освещения, и от положения отражающей поверхности по отношению к источнику света.

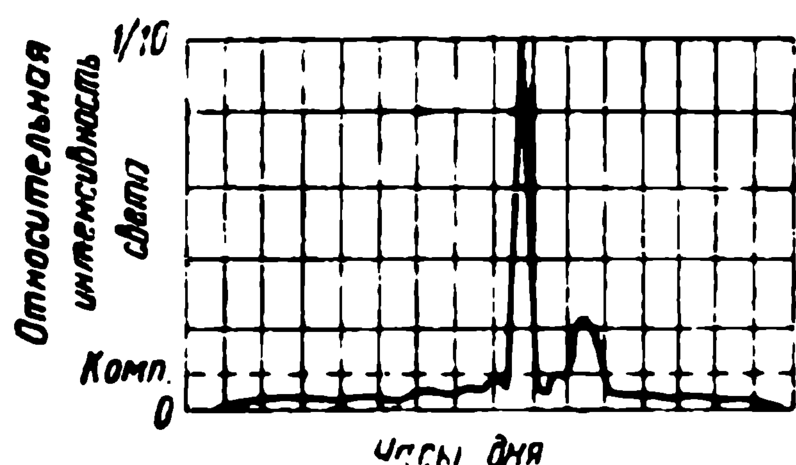


Рис. 73. Изменения интенсивности света в течение дня в местообитании кислицы (*Oxalis acetosella*) в лесу под листьями папоротника (по Люндегорду); комп. — интенсивность света, соответствующая компенсационной точке кислицы

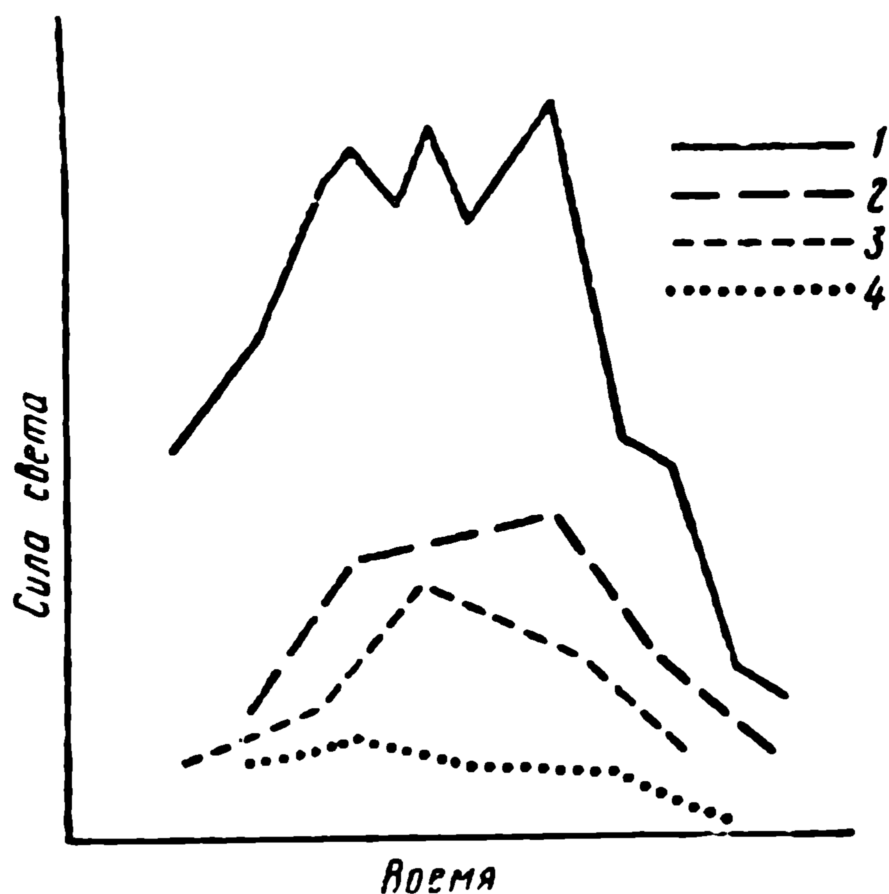


Рис. 74. Интенсивность света в лесу и под открытым небом, измеренная одновременно клиновым фотометром (по Валлину):

1 — под открытым небом, 2 — под ольхой, 3 — под дубом, 4 — под буком

Как степень, так и общий характер освещенности в растительном сообществе в большой мере связаны с отражением света растениями. Так, полумрак и глубокий зеленый тон, иногда даже с голубоватым оттенком, под пологом влажного тропического леса или значительно большая освещенность при общем желтовато- или оранжево-зеленом тоне в сосновом бору связаны с особенностями отражения солнечных лучей растениями, образующими эти сообщества.

Гораздо меньшее значение в жизни растений нижних ярусов играет свет, преломляющийся листьями. Пройдя сквозь один лист, свет теряет 70—80% своей интенсивности, а пройдя сквозь всю листву деревьев, сохраняет, по данным Р. Добенмайра (Daubenmire, 1959), лишь 2, а по данным, приводимым Ж. Тоумей и К. Корстиан (1937), — только 0,8—0,03% от полного дневного освещения. Особенно мало (приближается к нулю) количество света, проникающего сквозь хвою.

Степень затенения в лесах может быть настолько значительной, что растения не могли бы существовать под их пологом, если бы освещенность оставалась постоянной. По Г. Вальтеру (Вальтер — Алехин, 1936), в умеренном поясе растения не могут расти уже

при интенсивности света 1,1% от полного освещения, а под тропиками — при интенсивности 0,8%. Однако в лесу растение может жить даже и там, где свет значительно слабее и где освещенность значительно ниже компенсационной точки (той величины, при которой количество ассимилируемой растением углекислоты равно количеству выдыхаемой углекислоты). Существование растений в условиях столь сурового светового режима возможно потому, что солнечные блики, падающие на поверхность почвы, могут на короткое время резко повысить освещенность (рис. 73).

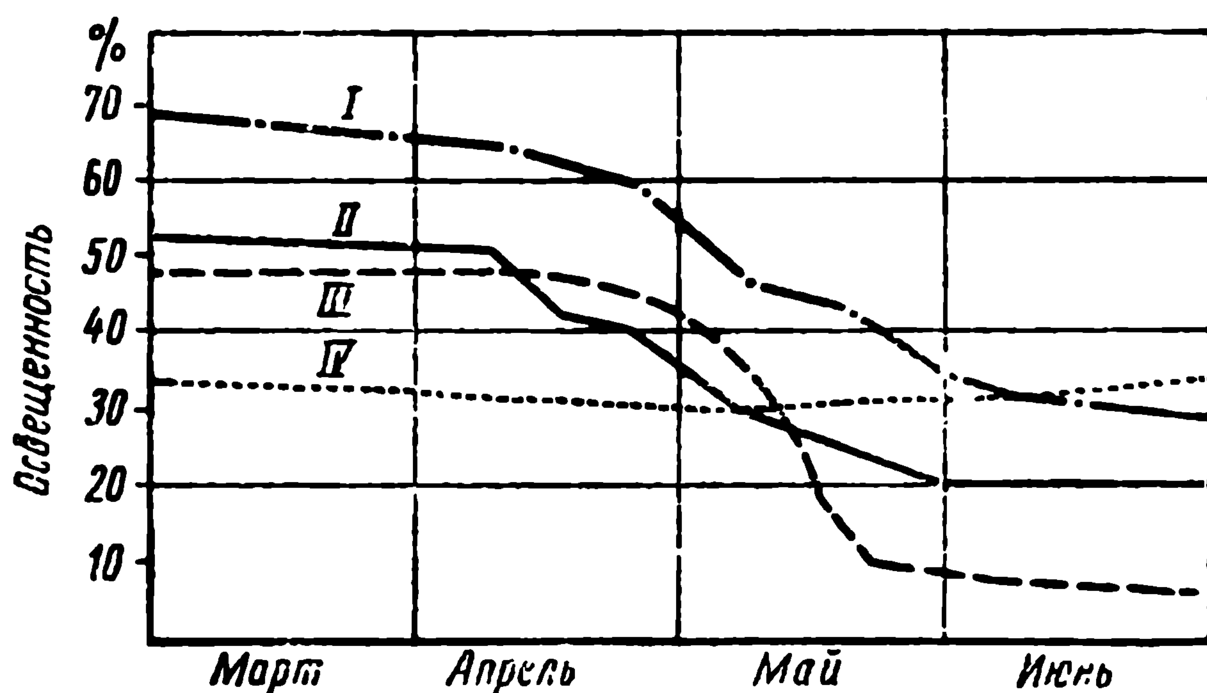


Рис. 75. Уменьшение освещенности в течение вегетационного периода в связи с распусканием листвы (по Браун-Бланке): *I* — в березовом лесу с подлеском из *Vaccinium*, *II* — в лесу из ольхи клейкой, *III* — в лесу из бука лесного, *IV* — в лесу из сосны обыкновенной

Освещенность в течение дня неодинакова на открытом участке и под пологом в различных лесах (рис. 74). Она наиболее низка в буковом лесу, несколько выше в дубраве, еще выше в ольшаннике и наиболее высока под открытым небом. Во всех типах леса скрадываются заметные под открытым небом колебания, связанные с изменением облачности. В лесах околополуденное увеличение освещенности менее значительно, чем под открытым небом.

В лесах, образованных деревьями с опадающей листвой, например в летнезеленых, освещенность меняется заметно в течение сезона (резко возрастая в те периоды, когда эти леса лишены листвы) в отличие от лесов хвойных и вечнозеленых (рис. 75).

В жизни травянистых растений листопадного леса умеренного пояса особенно большое значение имеет весенний период сильной освещенности, связанной с тем, что листья деревьев еще не распустились. В европейских широколиственных лесах существует целая группа травянистых растений, цветущих весной в тот период, когда в лесу светло; иногда растения и вегетируют только в этот период (рис. 76); на схеме световая фаза в жизни леса длится до конца апреля, в начале мая начинается теневая.

Характеристика светового режима фитоценозов будет неполной, если не упомянуть о том, что многие растения флуоресцируют, хотя и очень слабо (Тихов, 1948). Так, для ели Шренка при

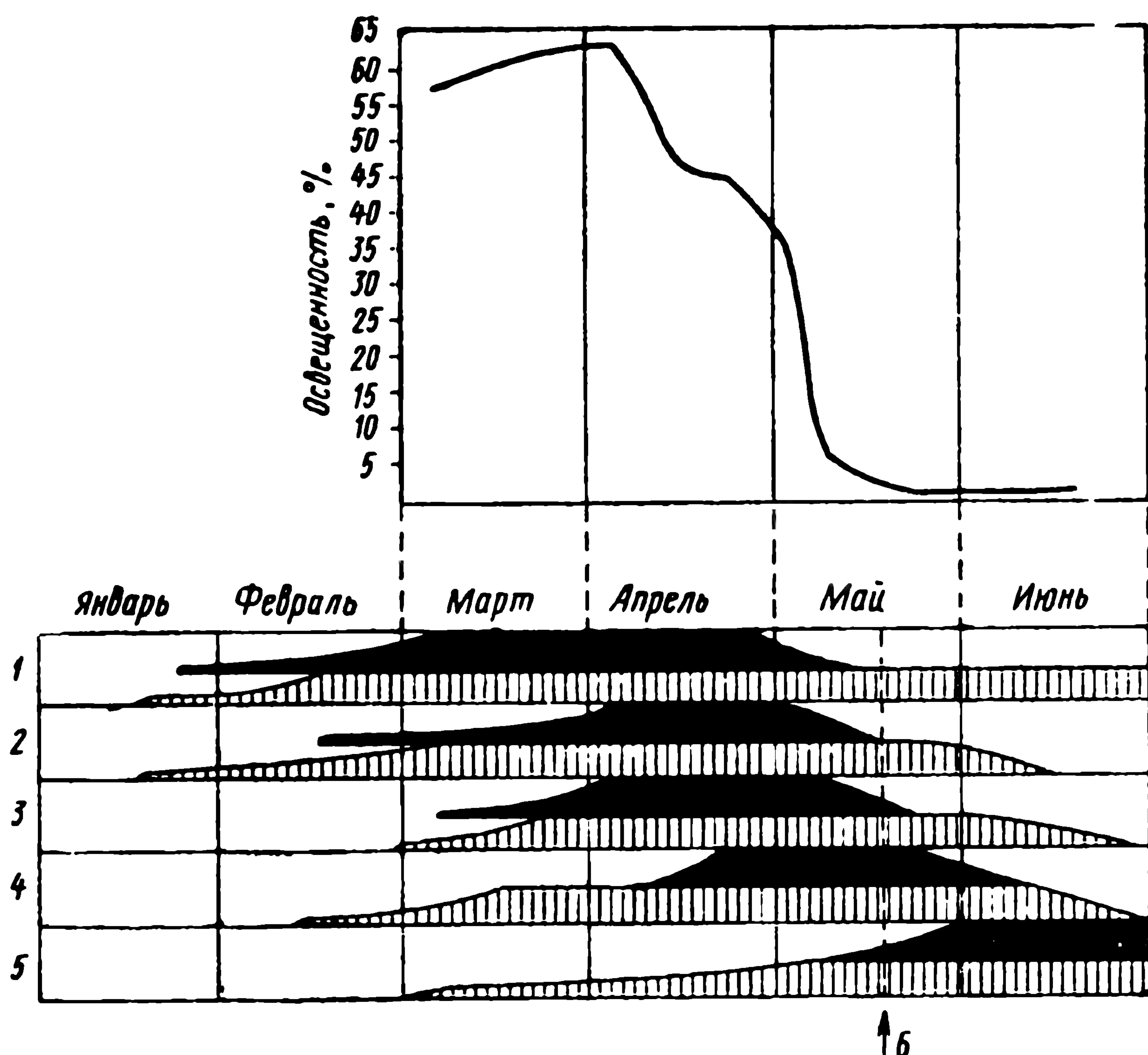


Рис. 76. Периоды цветения (сплошная черная полоса) и вегетации (вертикальная штриховка) доминантов травянистого яруса в лесу из дуба (*Quercus robur*) с грабом (*Carpinus betulus*) в Гертфордшире (по Солсбери):

1 — пролеска (*Mercurialis perennis*), 2 — чистяк весенний (*Ficaria verna*), 3 — ветреница дубравная (*Anemone nemorosa*), 4 — пролеска неописанная (*Scilla nonscripta*), 5 — коноподиум оголенный (*Conopodium denudatum*), 6 — листья граба полностью распустились; освещенность (верхняя схема) дана в процентах от общей

суммарном коэффициенте яркости, равном 0,67, коэффициент яркости флуоресценции хвои оказался равным 0,13—0,07 (от $^1/_4$ до $^1/_{10}$ доли суммарного коэффициента). Следовательно, возможно слабое собственное освещение, во всяком случае в некоторых фитоценозах.

ВЛИЯНИЕ ФИТОЦЕНОЗОВ НА ВЕТЕР

Влияние фитоценозов на ветер проявляется как внутри данного фитоценоза, так и за его пределами. В лесу скорость ветра сильно падает (табл. 12 и рис. 77).

Изменение скорости ветра в сосновом лесу с дубом и орешником (по данным Н. С. Нестерова и В. З. Гулисашвили, 1956)

Расстояние от опушки в глубину леса, *м*	34	56	77	98	121	188	226
Скорость ветра в % от первоначальной	54	45	23	19	7	5	2—3

По Р. Гейгеру (1960), наблюдения над вертикальным распределением ветра в 15-метровом сосновом насаждении показывают, что скорость ветра уменьшается главным образом в пределах крон.

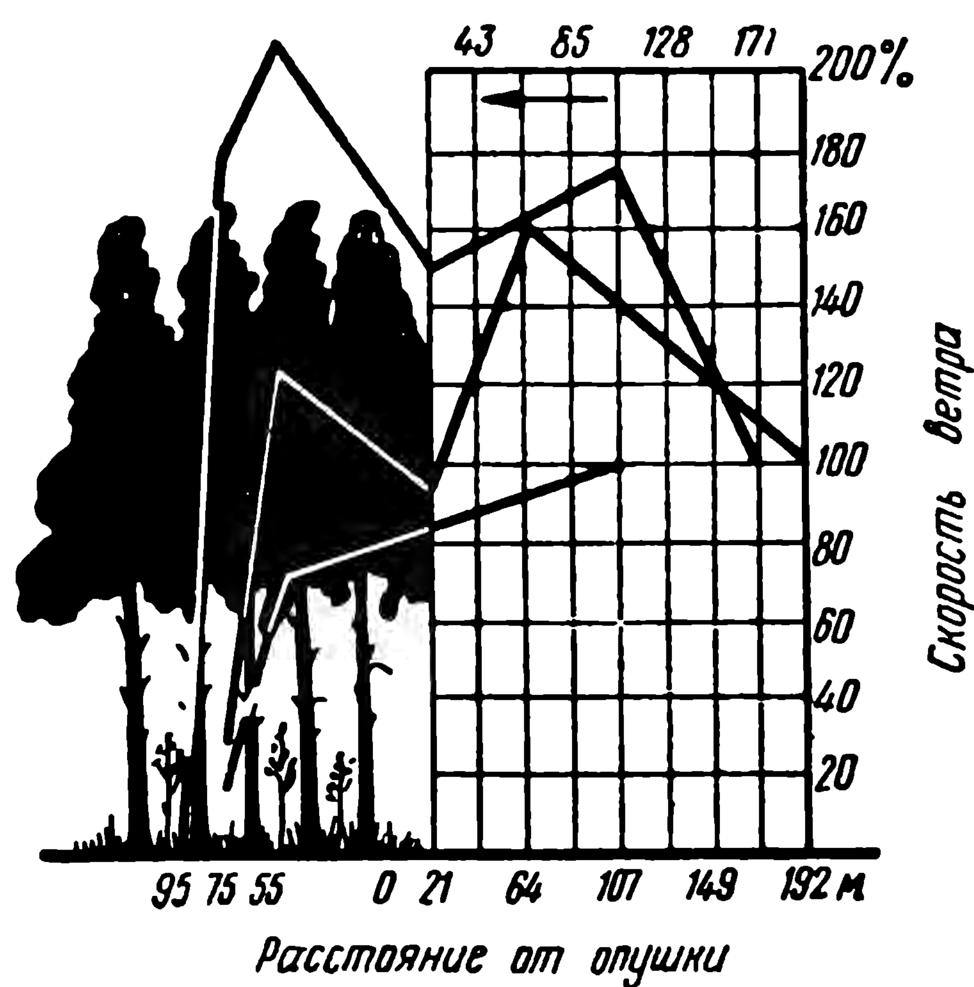


Рис. 77. Изменения скорости ветра, дующего с открытого места в лес (по Морозову)

В подкроновом пространстве преобладают исключительно однородные слабые движения воздуха. Ниже 1 *м* скорость ветра вновь падает, достигая на поверхности почвы 0 (табл. 13).

ТАБЛИЦА 13

Изменение скорости ветра по вертикали в сосновом лесу

Высота расположения анемометра, *м*	Местонахождение анемометра	Средняя скорость ветра, *м/сек*
16,85	Над верхушками деревьев	1,61
13,70	Верхняя граница верхушек	0,90
10,55	Между вершинами крон	0,69
7,40	Верхняя часть лесного полога	0,67
4,25	Под лесным пологом	0,69
1,10	Над лесной подстилкой	0,60

В более густых лесах на расстоянии нескольких сотен метров от опушки ветер под пологом деревьев уже неощутим. В связи с этим в нижних ярусах лесных фитоценозов очень мало растений, семена которых приспособлены к переносу ветром, имеют крылатки или летучки. У ряда травянистых растений семена очень мелки и могут быть подняты вверх теми ничтожными по силе восходящими токами воздуха, которые создаются в лесу неодинаковой степенью нагревания разных участков. Так, семя орхидеи гудайеры ползучей (*Goodyera repens*) весит 0,000002 семя одноцветки одноцветковой (*Moneses uniflora*) – 0,000004 г и т. д.

Заметно снижают скорость ветра и травянистые сообщества, особенно заросли высоких трав. Это снижение сказывается и на некоторой высоте над верхушками трав (табл. 14).

ТАБЛИЦА 14

Скорость ветра в одно и то же время в различных сообществах смешанной прерии (Weaver and Clements, 1938)

Названия растений, господствующих в фитоценозе	Высота растений, см	Высота, на которой измерялась скорость ветра, см	Скорость ветра, м/сек
Пырей Смита (*Agropyron smithii*), чистая заросль	76,0	7,5	0,00
		30,5	1,13
		152,5	7,63
Трава Грама (*Bouteloua gracilis*)	20,0	7,5	0,31
Трава Грама (*Bouteloua gracilis*) — бизонова трава (*Buchlöe dactyloides*)	12,5	7,5	0,46
Мальваструм багряный (*Malvastrum coccineum*)	15,0	7,5	0,92

Растительное сообщество снижает скорость ветра не только внутри него, но и на некотором расстоянии от его границ. Под действием сообществ изменяются также и другие климатические факторы. Для защиты полей и других угодий от действия ветра применяют защитные лесные полосы и живые изгороди. Снижение скорости ветра лесной полосой прямо пропорционально ее высоте. По данным Бодрова (цит. по Витковичу, 1955), на расстоянии, равном 25 высотам полосы, скорость ветра достигает 80% и затем, постепенно увеличиваясь, восстанавливается только на расстоянии от 60 до 100 высот. Чем больше скорость ветра, тем шире должна быть ветрозащитная зона. Эффективность действия лесной полосы при ветрах, перпендикулярных к полосе, распространяется на зону, размером не превышающую 25 высот полосы, если же ветер дует под углом 45—25° к полосе, то эффективность ее снижается в 2 раза.

Аналогичное действие на скорость ветра оказывают и лесные массивы (табл. 15).

Изменение скорости ветра на разных расстояниях от леса, по наблюдениям в Хреновском бору (Воронежская обл.)
(по В. З. Гулисашвили, 1956)

Расстояние от леса, *м*	5	100	160	200	300
Скорость ветра, *м/сек*	1,5	3,2	3,3	4,0	4,7

Снижение скорости ветра лесными полосами, живыми изгородями и лесными массивами приводит к уменьшению испарения воды, увеличению почвенной влажности и влажности воздуха, снегозадержанию, уменьшению ветровой эрозии, изменению температурного режима, воздуха и почвы (максимальная температура воздуха в ясные дни и минимальная температура в ясные ночи наблюдается в местах наибольшего застаивания воздуха; температура почвы в сезон возрастания температур ниже в тени лесных полос, чем на открытых местах, в остальное время соотношения обратные).

ВЛИЯНИЕ ФИТОЦЕНОЗОВ НА СОДЕРЖАНИЕ УГЛЕКИСЛОТЫ В ВОЗДУХЕ

Зеленые растения поглощают углекислоту в процессе фотосинтеза. Поэтому к вечеру, после того как растения целый день ассимилировали, в приземном слое воздуха в фитоценозе количество CO_2, как правило, должно уменьшаться, а к утру, после ночи, когда ассимиляции не было и растения только выдыхали CO_2, количество углекислоты должно увеличиваться. Такая закономерность наблюдается, например, в тропических лесах (рис. 78).

Однако эту картину нарушает так называемое почвенное дыхание — выделение углекислоты почвой в результате дыхания корней высших растений и почвенных микроорганизмов. Как указывает Г Люндегорд (1937), количество углекислоты, выделяемой почвой на 1 *га* за 1 *ч*, может составить для тощей луговой почвы 3,3, для лесной почвы под буковым лесом — 15,4—22,0, для лесной почвы под ольховым лесом — 11,7—23,7 *кг*.

В лесах умеренного пояса для суточного хода содержания CO_2 в воздухе характерно уменьшение ее в ранние часы дня, слабое увеличение в послеполуденные часы, продолжающееся и вечером, и более быстрое возрастание ночью. Под утро наблюдается максимальное количество CO_2, оттого что ночью, до рассвета, в результате дыхания растений и почвенного дыхания она накапливается. С рассветом начинается фотосинтез, интенсивность которого постепенно возрастает. Интенсивность же почвенного дыхания в утренние часы низка из-за низкой температуры почвы, с которой она связана прямой коррелятивной зависимостью. Почвенное дыхание

вместе с дыханием растений не может в дополуденные часы возместить потери CO_2 в воздухе, возникающие в результате фитосинтеза. Поэтому в дополуденные часы содержание CO_2 в воздухе падает. Около полудня несколько уменьшается интенсивность фотосинтеза, так как устьица в наиболее жаркие часы частично или полностью закрываются, а интенсивность почвенного дыхания возрастает. Поэтому наступает момент, когда количество выделяемой CO_2 начинает превышать количество поглощаемой CO_2 и содержание ее в воздухе постепенно увеличивается. В сумерки, несмотря на ослабление почвенного дыхания, количество CO_2 все нарастает, так как резко ослабевает интенсивность фитосинтеза, который затем полностью прекращается.

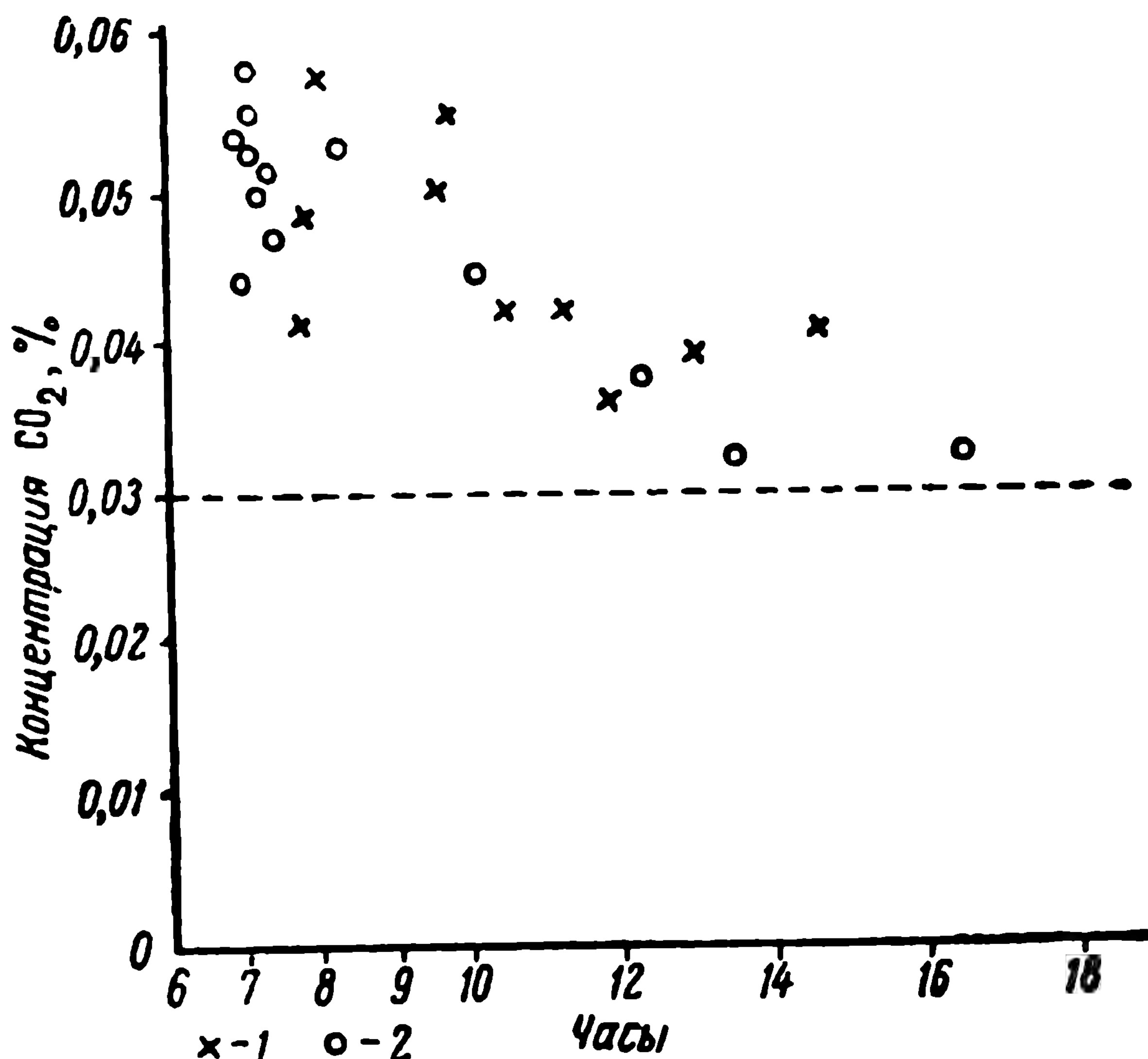


Рис. 78. Концентрация углекислоты в атмосфере тропического леса (высота 0,6—1 *м*) (по Эвансу):

1 — первичный лес, 2 — вторичный лес; пунктирная линия соответствует «нормальной» концентрации углекислого газа (0,03 %)

В тропических лесах описанное выше отклонение от этого хода можно объяснить слабым почвенным дыханием при значительно более интенсивной ассимиляции.

Весной в лесах умеренного пояса наблюдается наиболее низкое содержание CO_2 в воздухе и наибольшие вариации этого содержания. Причин этого несколько: большая продолжительность дня и, следовательно, фитосинтеза весной, поглощение CO_2 снегом и вешними талыми водами.

По Ж. Браун-Бланке (Braun-Blanquet, 1932, 1964), в лесу в нижних слоях воздуха количество CO_2 может достигать 0,08%, т. е. превышает обычное содержание (0,03%) почти в 3 раза. Над

влажными плодородными почвами, в которых велика активность микроорганизмов, содержание CO_2 в воздухе может возрастать даже в 10 раз (Daubenmire, 1959). По-видимому, обычное содержание в воздухе соответствует скорее минимальным, чем оптимальным потребностям растений. А если так, то увеличение ее количества, наблюдающееся среди растительности, может способствовать более быстрому росту растений. Упомянутое в предыдущем разделе уменьшение скорости ветра среди растительности может способствовать возрастанию количества CO_2 под ее пологом, так как накапливающуюся CO_2 не уносит ветром в другие места.

ВЛИЯНИЕ ФИТОЦЕНОЗА НА СОДЕРЖАНИЕ В ВОЗДУХЕ ДРУГИХ ГАЗОВ И РАЗЛИЧНЫХ ЛЕТУЧИХ ВЕЩЕСТВ

Количество кислорода в приземном слое воздуха также не постоянно. Оно уменьшается к утру, когда при отсутствии фотосинтеза в результате дыхания растений потребляется часть кислорода воздуха, и возрастает к вечеру в результате фотосинтеза. Однако эти колебания вряд ли заметно отражаются на жизни растений, так как кислород всегда содержится в воздухе в количестве, превышающем их потребности.

Растения выделяют в воздух летучие вещества: эфирные масла, терпены и пр. Поэтому в растительных сообществах в разное время года можно ощутить характерный специфический запах. Многие из этих веществ являются колинами (см. выше), которые способны останавливать рост или убивать бактерии, грибы и другие простейшие организмы. Так, колины, выделяемые листьями березы и цветками черемухи, могут убить простейших в течение 15—20 *мин*.

Выше было указано, что выделение растениями газообразных колинов, по-видимому, влияет на условия жизни растений в сообществе, отражаясь на сроках наступления различных фенологических фаз. Согласно некоторым данным, жидкие колины, смываемые с надземных частей растений, могут оказывать действие и на другие растения.

ВЛИЯНИЕ ФИТОЦЕНОЗОВ НА ТЕМПЕРАТУРНЫЙ РЕЖИМ МЕСТООБИТАНИЯ

Растительный покров влияет на температуру воздуха и почвы. Он изменяет суточный и годовой ход температуры, а следовательно, и размеры суточных и годовых амплитуд температуры.

Среди растительного покрова — на лугах, в сообществах кустарников и в лесах — максимальная температура воздуха бывает, как правило, значительно ниже, чем на открытом месте, а мини-

мальная — несколько выше, чем на открытом месте. В результате суточные и годовые амплитуды среди растительного покрова оказываются меньше, чем на открытом месте, а среднегодовая температура — ниже.

По Ж. Тоумей и К. Корстиан (Toumey and Korstian, 1937), в лесах Центральной Европы суточная амплитуда уменьшается по сравнению с открытым местом летом на 5,87, зимой — на 1,62, а в среднем за год — на 3,43° С. По данным тех же авторов, летом в буковом лесу снижение максимальных температур более заметно, чем в еловом и тем более в сосновом лесу. Зимой же, когда листва опадает, влияние букового древостоя на температуру воздуха слабее, чем влияние древесного яруса, образованного елью. Эти различия связаны с тем, что летом буковый лес гуще, чем еловый, а сосновый лес светлее их. Кроны бука сильнее, чем кроны ели и тем более сосны, задерживают поток солнечных лучей. Зимой листья бука опадают, кроны редеют, и степень воздействия букового леса на температурный режим резко падает.

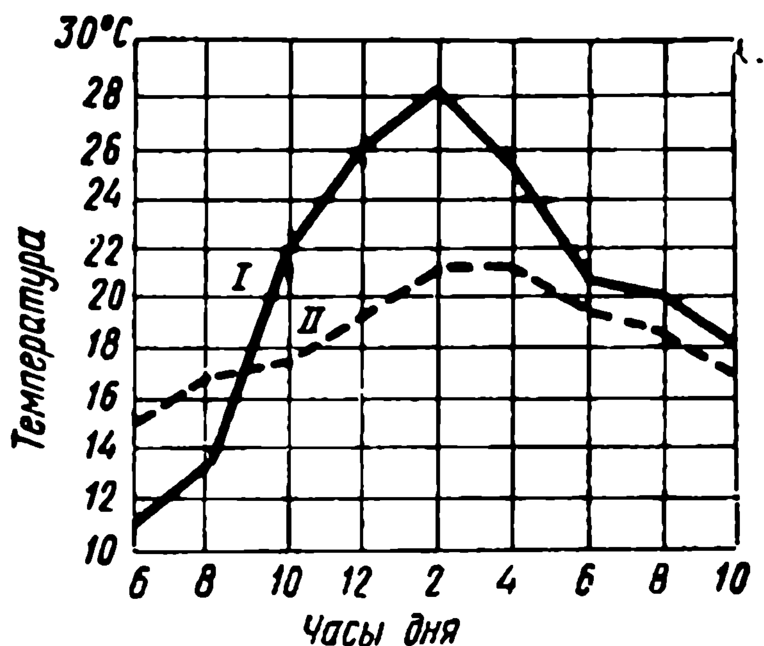


Рис. 79. Дневное изменение температуры воздуха в лесу с опадающей листвой (*II*) и на соседнем сухом лугу (*I*) в Белинхене, 17 июля 1925 г. (по Хуэк)

По Ж. Браун-Бланке (Braun-Blanquet, 1928), наблюдения, проводившиеся 18 лет в 17 пунктах Германии, показали, что суточная амплитуда в буковом лесу на 2,2° меньше амплитуды на открытом месте. Средний максимум при этом на 1,6° ниже, а средний минимум — на 0,6° выше, чем на открытом месте. Суточная амплитуда температур в еловом лесу на 2,6, а в сосновом — на 1,9° меньше, чем на открытом месте.

Таким образом, температура воздуха в лесу днем и летом ниже, а зимой и ночью выше, чем на открытом месте (рис. 79), а средняя годовая температура несколько выше, чем на открытом месте.

Минимальные и максимальные температуры в лесу запаздывают по сравнению с открытым местом. Так, по Г. Люндегорду (1937), в лесу в июле 1918 г. минимальная температура наблюдалась в 5 *ч* утра, а максимальная — в 3 *ч* 25 *мин* дня. На соседнем лугу, расположенном на берегу моря, минимальная температура была отмечена в 4 *ч* 25 *мин* утра, максимальная — в 2 *ч* 25 *мин* дня.

Перечисленные особенности фитоклимата леса объясняются следующими причинами. Деревья уменьшают количество солнечной энергии, достигающей почвы, и образуют экран, поглощающий тепловую энергию, излучаемую почвой. Некоторое количество тепла, как проникающего извне, так и излучаемого почвой, затрачивается на процесс транспирации влаги растениями. Наконец, часть тепла, получаемого кронами деревьев, благодаря теплопроводности

проникает по ветвям и стволам вплоть до их оснований. Эта передача тепла от крон к основанию стволов вместе с нагреванием солнечными лучами самих стволов, окрашенных обычно в темные цвета, служит причиной того, что вокруг оснований стволов уже в середине зимы снег подтаивает, образуя углубления.

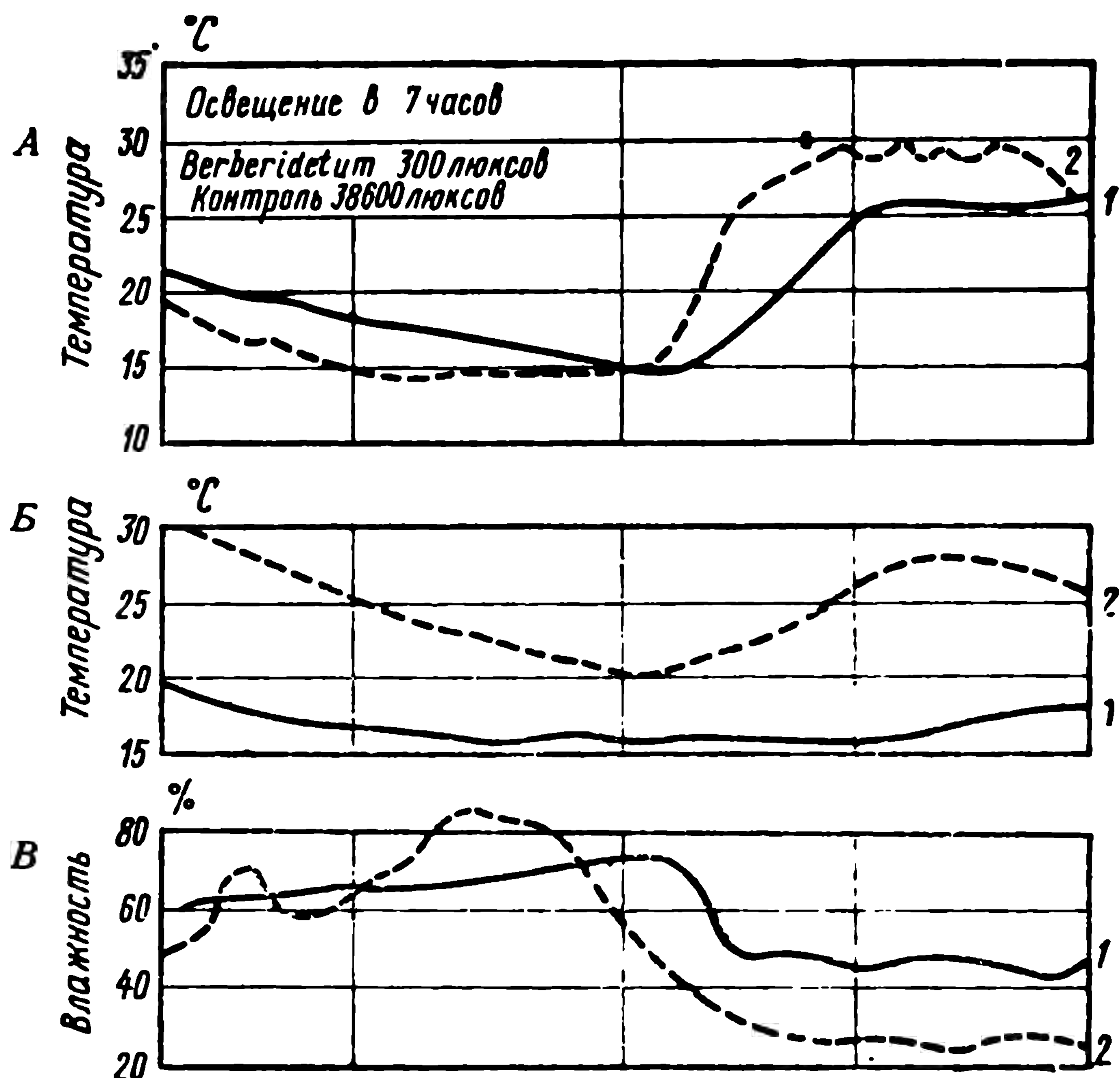


Рис. 80. Фитоклиматические наблюдения в кустарниковой ассоциации с господством барбариса илийского (*Berberis iliensis*) 28—29 мая 1956 г. в пойме р. Чарын, Алма-Атинская область (по Быкову). *А* — температура воздуха на высоте 25 *см* над почвой; *Б* — температура почвы на глубине 5 *см*; *В* — влажность воздуха на высоте 25 *см* над почвой:

1 — в ассоциации с господством барбариса, *2* — на открытой площадке

На температуру воздуха в лесу влияет и подлесок. Так, Н. С. Чугай (1955) показал, что в Велико-Анадольском лесном массиве температуры воздуха на высоте 0,2 и 1,5 *м* над поверхностью почвы в полуосветленном насаждении с господством ясеня и в теневом насаждении с господством дуба почти не отличались, если был кустарниковый ярус, и заметно отличались при отсутствии его.

Весьма сильно влияние леса и на температуру почвы, особенно ее поверхности. Во все сезоны, кроме зимы, поверхность почвы в лесу холоднее поверхности почвы на открытом месте, а зимой — несколько теплее.

Во многих типах леса, характерных для умеренного климата, наличие мощной подстилки и многоярусного растительного покрова

столь сильно влияет на температуру почвы, что зимой почва промерзает значительно слабее, чем на открытых участках. В широколиственных же лесах почва зимой зачастую не промерзает, благодаря чему возможно подснежное развитие ряда видов растений: ветреницы дубравной (*Anemone nemorosa*), медуницы неясной (*Pulmonaria obscura*) и др.

На температуру воздуха и почвы оказывают влияние не только лесные сообщества. Б. А. Быков (1957) показал, что в кустарниковой ассоциации с господством барбариса илийского (*Berberis iliensis*) температура воздуха и особенно почвы имеет значительно более ровный суточный ход, чем на открытой площадке (рис. 80).

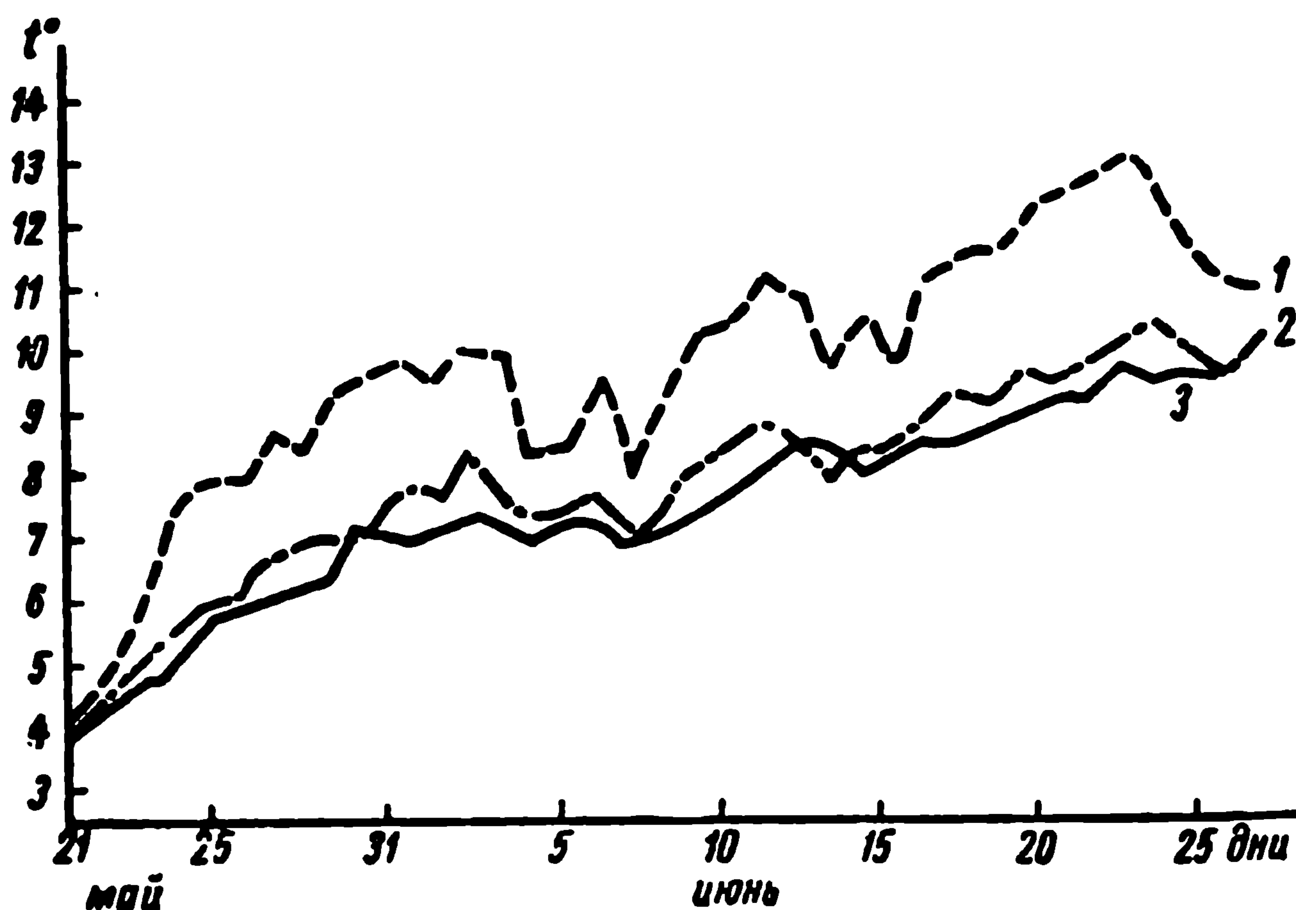


Рис. 81. Кривая хода температуры почвы на суходольном лугу при ненарушенном покрове (*3*), с удаленным моховым покровом (*2*) и на оголенной площади (*1*) (по Сукачеву)

Травяная растительность также влияет на температурный режим воздуха и почвы. При этом в различных растительных формациях это влияние может носить прямо противоположный характер. Так, по данным, собранным Л. С. Бергом (1938), почва на лугах летом холоднее, чем оголенная, а почва в степи — теплее, чем оголенная. Температура почвы зависит от количества получаемого ею тепла и от количества тепла, которое она отдает. В степи разреженный травяной покров мало снижает температуру, получаемую почвой, но уменьшает теплоотдачу, так как резко снижает скорость ветра. Густой луговой растительный покров препятствует проникновению тепла к поверхности почвы.

В. Н. Сукачев (1916, 1928) сравнивал температуру почвы на глубине 10 *см* на трех участках: с ненарушенной растительностью, с удаленным моховым покровом и с полностью оголенной почвой на суходольном лугу (Новгородская область, Княжедворский стационар). Оказалось (рис. 81), что амплитуды были наибольшими

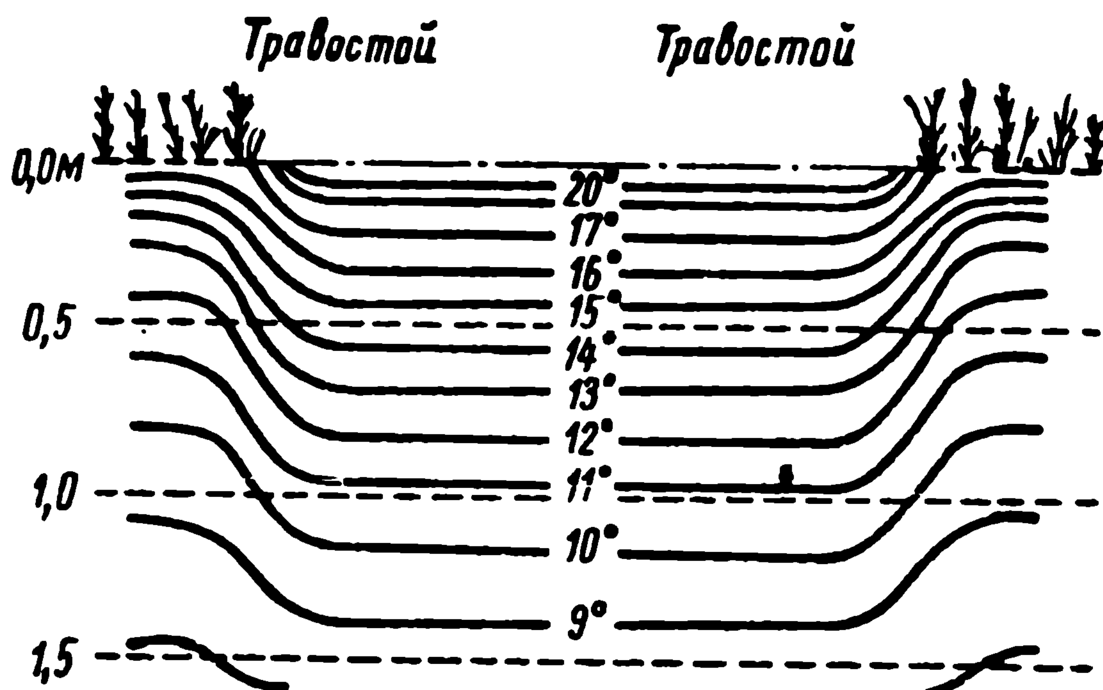


Рис. 82. Влияние поверхностного покрова на температуру почвы (по Виткевичу)

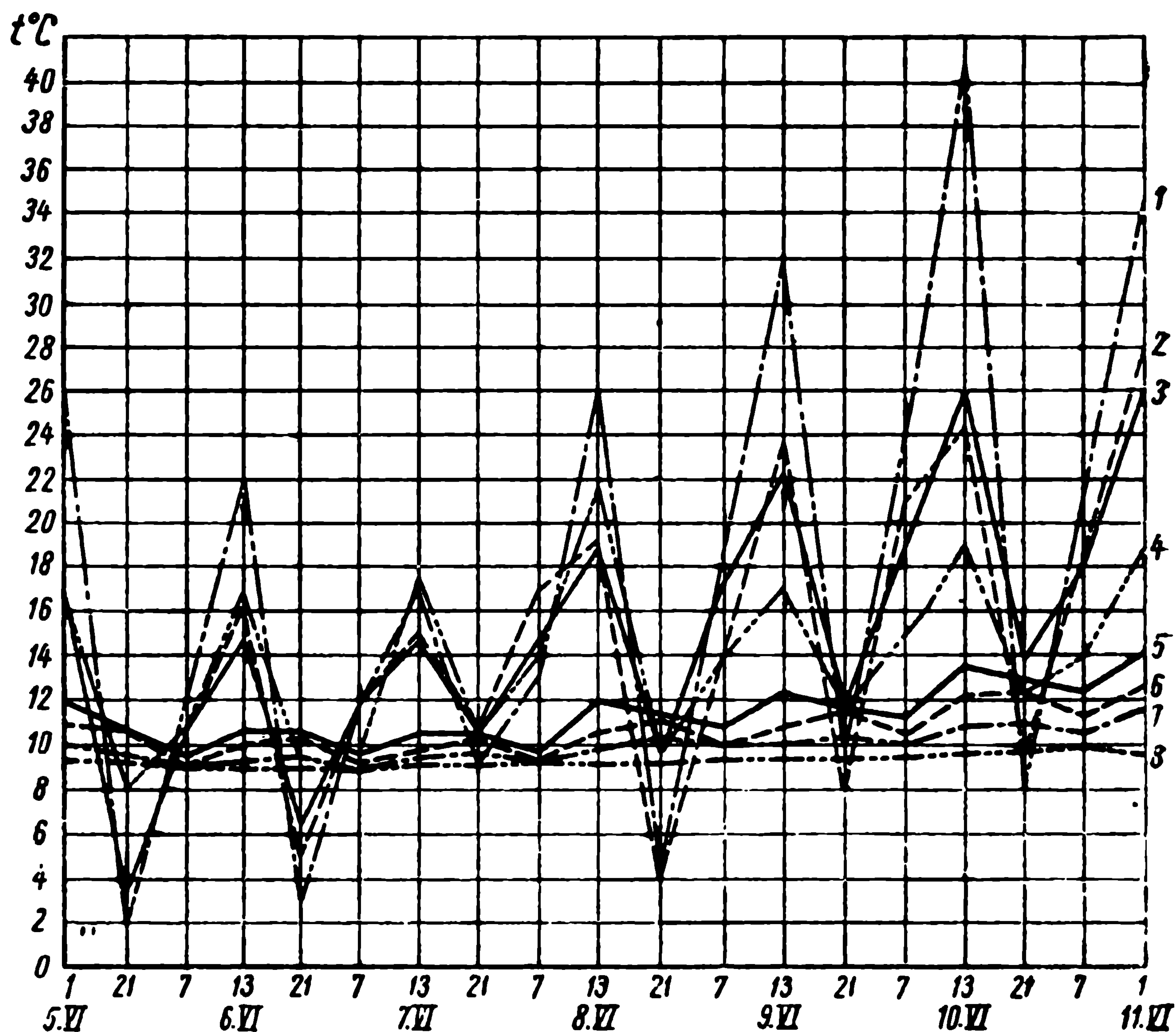


Рис. 83. Ход изменения температуры в сообществе «влажное разнотравье» (по Сукачеву):

1 — на поверхности мохового ковра, *2* — в травостое, *3* — на высоте 1 *м*, *4* — под моховым покровом, *5* — на глубине 5 *см*, *6* — на глубине 10 *см*, *7* — на глубине 25 *см*, *8* — на глубине 50 *см*

на участке с оголенной почвой, меньшими — на участке с удаленным моховым покровом и наименьшими — на ненарушенном участке. Заметно меньшее нагревание заросшего травой участка по сравнению с незаросшим иллюстрирует рис. 82.

Температурный режим воздуха и почвы в сообществе «влажного разнотравья» суходольного луга в Новгородской области приведен на рис. 83. Это сообщество занимает ровные, более или менее увлажненные места. Оно характеризуется довольно высоким и густым травяным и мощным моховым покровом. В этом сообществе суточная амплитуда температур наибольшая на поверхности мохового покрова; здесь она достигает 25—30° С и более. Поверхность мхов в этом сообществе как бы заменяет поверхность почвы и служит, как говорят метеорологи, активной поверхностью: сильно нагревается днем и сильно охлаждается ночью. В травостое на высоте 1 *м*, а также под мхом на поверхности почвы суточные амплитуды, хотя и меньше, но все еще высоки и равны 10—15°; под моховым покровом в почве на глубине 5 *см* амплитуды уже значительно меньше, а на глубинах 25—50 *см* они почти полностью сглажены.

Таким образом, сообщества растений оказывают очень существенное воздействие на температурный режим местообитаний, а растения, обитающие в различных ярусах одного и того же сообщества, находятся в разных температурных условиях.

ВЛИЯНИЕ ФИТОЦЕНОЗОВ НА ВЛАГУ И ОСАДКИ

Водный баланс суши обычно выражают формулой

$$N = A + F + V + T.$$

В этой формуле: N — осадки, A — поверхностный сток, F — внутрипочвенный сток, V — испарение, T — транспирация растений.

Растительность в той или иной степени влияет на каждую из величин, входящих в эту формулу, и, следовательно, оказывает существенное воздействие на водный баланс суши в целом. При этом наблюдается весьма заметное влияние растительного покрова на влажность воздуха и почвы внутри ценоза и на влажность воздуха и почв и даже на количество осадков, выпадающих за пределами данного ценоза, иногда на далеком от него расстоянии.

Количество осадков, проникающих под кроны деревьев, в разных лесах неодинаково. Так, еловый лес задерживает в среднем 36% осадков, сосновый — 14, березовый — 9 (Гулисашвили, 1956).

Интересные расчеты количества дождевой воды, перехватываемой вечнозеленым лесом в Южной Бразилии, приводит П. Ричардс (1961) по Ф. Фрайзе (Freise, 1936). Из выпавших осадков 20% испаряют непосредственно кроны деревьев, 34 проникает к дождемеру, установленному под пологом леса на высоте 1,5 *м*, остальные 46 стекают по стволам деревьев. Из этих 46% 9,2 испаряет поверхность стволов, 9,2 абсорбирует кора и 27,6 достигают оснований

стволов деревьев. Из этих 27,6% осадков 20,7 абсорбируют корни и лишь 6,9 достигает уровня грунтовых вод. Так разнообразны пути воды, попавшей в виде дождя в лесной фитоценоз.

По-разному распределяются выпадающие осадки в хвойном и лиственном лесу (рис. 84): в еловом лесу бо́льшую часть дождя задерживают кроны, а в буковом бо́льшая часть стекает по стволам и проникает сквозь кроны до земли.

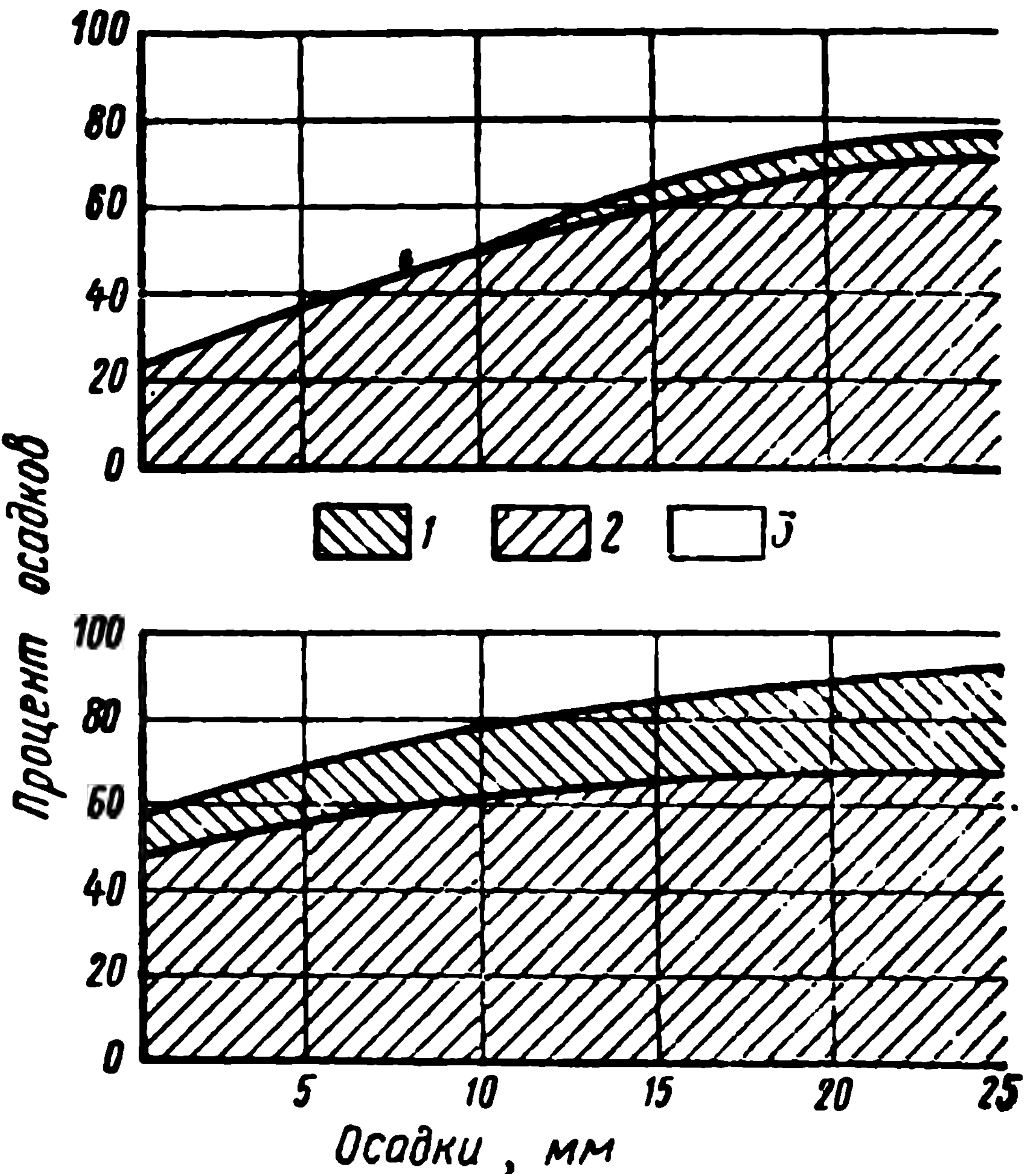


Рис. 84. Распределение дождя в еловом (вверху) и буковом (внизу) лесах (по Клике):

1 — дождевая вода стекает по стволам, 2 — проникает через кроны, 3 — задерживается кронами

Прямой связи между степенью сомкнутости крон древесного яруса и количеством осадков, задерживаемых кронами, может и не быть: это количество зависит также от формы и строения крон. На количество осадков, достигающих почвы, влияет и возраст леса (табл. 16).

Таким образом, молодой, еще не сомкнувшийся лес зачастую пропускает выпадающие осадки почти полностью (иногда молодые деревца с густой кроной задерживают довольно значительную долю осадков), средневозрастный лес задерживает наибольший процент осадков, в более старом лесу количество задерживаемых осадков несколько снижается. Это связано с некоторым изреживанием леса, главным образом подроста и нижних древесных ярусов, наступающим в определенном возрасте.

ТАБЛИЦА 16

Перехватывание осадков кронами деревьев в насаждениях бука разного возраста в Швейцарии
(Toumey and Korstian, 1937)

Осадки	Возраст насаждения, лет			
	20	50	60	90
% осадков, достигающих почвы	98	73	77	83
% осадков, задерживаемых кронами деревьев	2	27	23	17

Очень сильно влияет на количество осадков, задерживаемое кронами деревьев, характер их выпадения. По-видимому, очень слабые непродолжительные дожди в густом лесу вообще не достигают почвы, влагу слабых дождей сильно задерживают кроны и только влага сильных дождей легче проникает к поверхности почвы (см. рис. 84).

Такое же влияние на задержание осадков оказывают кустарниковые и травянистые фитоценозы, но оно значительно слабее.

В лесах сильно возрастает количество так называемых горизонтальных осадков (туман, ожеледь, изморозь), образующихся вследствие конденсации водяных паров. В горных странах Европы, как указывает В. З. Гулисашвили (1956), количество горизонтальных осадков в лесу на 157—300% больше, чем на безлесной площади. По В. Н. Оболенскому (1935), в Кейптауне (Южная Африка) в богатой туманами местности дождемер, покрытый ветвями кустарников, т. е. собиравший не только дождевую воду, но и горизонтальные осадки, накапливал воды в 16 раз больше, чем обыкновенный, открытый дождемер. П. Д. Ярошенко (1953) указывает, что лес в горных условиях способствует конденсации туманов, так как облако, проходящее через лес, замедляет свое движение, и часть влаги, содержащейся в нем, осаждается на ветвях и листьях деревьев в виде росы или (при низких температурах) инея.

На равнинах горизонтальные осадки конденсируются в лесу в значительно меньшем количестве. Так, в Мариупольском лесничестве (Украинская ССР) конденсационные осадки в виде ожеледи составляли всего 3—5, а в виде изморози — 8% от общего количества осадков (Гулисашвили, 1956).

Снег, выпадающий над лесом, частично остается на кронах. По В. З. Гулисашвили, молодые и приспевающие хвойные леса задерживают больше снега, чем старые: густой еловый лес 15-летнего возраста задерживает своими кронами 76% снега, 40-летний — 88% и 90-летний — 54%. Лиственные леса пропускают к поверхности почвы гораздо больше снега, чем хвойные. Так, количество снега, остающегося на кронах букового леса, равно в 35- и 55-летнем лесах 11, а в 70-летнем — 18%.

Еловый лес начинает изреживаться, по-видимому, между 40 и 90 годами, поэтому количество снега, не достигающего поверхности почвы, возрастает в 40-летнем лесу по сравнению с 15-летним, а в 90-летнем падает. Буковый лес не изреживается до 70 лет, поэтому в лесу этого возраста количество снега, скапливающегося на кронах, выше, чем в 35-и 55-летнем лесу. Кроме того, лес останавливает снег, переносимый ветром, и более равномерно его распределяет, накопляя под пологом деревьев. Почти во всех типах леса снега больше, чем на поле. Особенно много его накапливают молодые насаждения. В лиственных и смешанных лесах, лучше продуваемых, снега скапливается больше, чем в хвойных.

Количество выпадающих осадков больше над лесом, чем над открытыми местами, это свойственно и молодым насаждениям. Это связано с повышением влажности воздуха в результате транс-

banksiana) — 10,4 *см*; дубовый лес с дубом бархатным (*Quercus velutina*) — 11,0 *см*; дубовый лес с дубом северным (*Q. borealis*) — 8,8 *см*; буково-кленовый лес с буком крупнолистным (*Fagus grandifolia*) и кленом сахарным (*Acer saccharum*) — 7,0 *см*.

Большое влияние на испарение с поверхности почвы оказывает лесная подстилка. Лесная почва с подстилкой испаряет 15,4, а без подстилки — 39% количества влаги, испаряемого той же почвой на открытом месте (Тоумей и Корстиан, 1937).

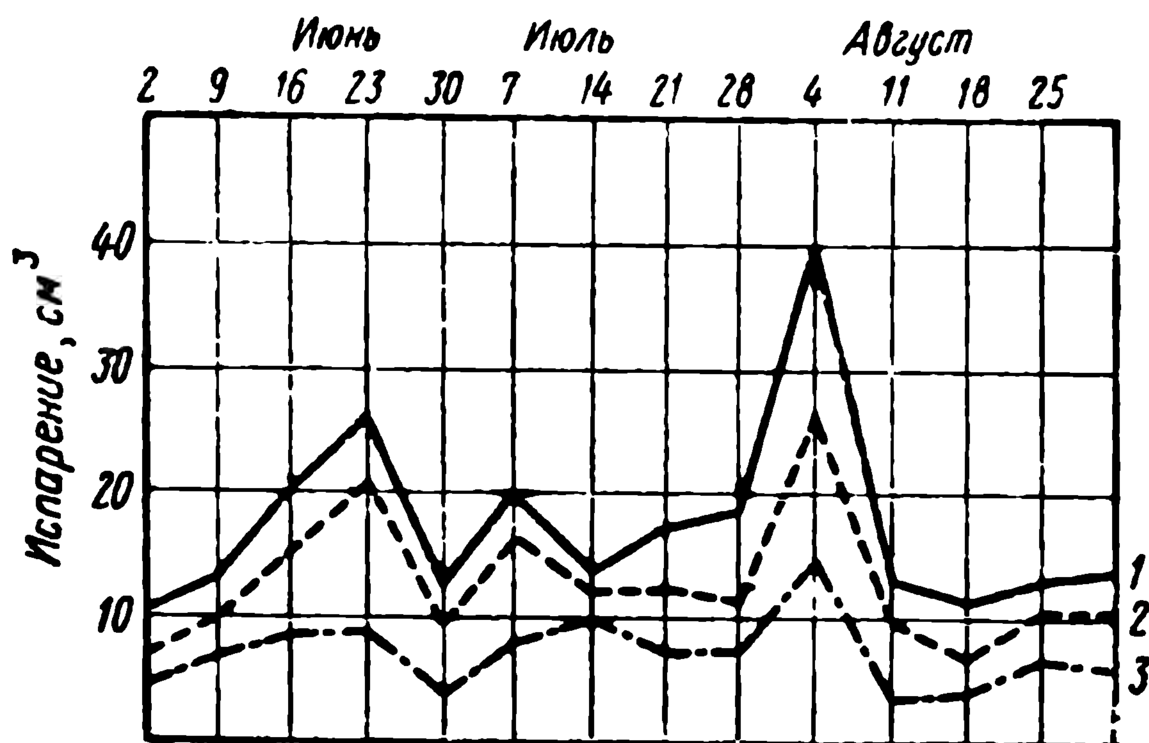


Рис. 86. Среднее дневное испарение по неделям в юго-восточной Небраске в 1917 г. (по Уиверу и Клементсу):

1 — прерии с *Andropogon*, *2* — заросли кустарников с *Corylus*, *3* — лес с *Tilia americana* и *Ostria virginiana*

К влаге, испаряющейся с поверхности почвы, в фитоценозах присоединяется и влага, испаряемая с поверхности листьев и стеблей растений. Лес, таким образом, может возвращать в атмосферу почти $^1/_3$ влаги, выпадающей в виде дождя над лесом. В травянистых фитоценозах эта доля должна быть меньше.

Интенсивность транспирации, как и интенсивность испарения, зависит от температуры воздуха, скорости ветра и дефицита насыщения воздуха; кроме того, как было указано, она зависит и от особенностей растения, от его способности в большей или меньшей степени регулировать транспирацию.

Количество транспируемой воды очень велико. Так, по И. К. Пачоскому (1921), 1 *га* 115-летнего букового леса за вегетационный период транспирирует от 3600 до 5400 *т* воды. Даже транспирация растений, образующих травянистый фитоценоз, превышает испарение со свободной водной поверхности.

Годовой расход воды на транспирацию и испарение показан в табл. 17.

Влажность воздуха в фитоценозах всегда более высокая, чем на открытых участках, а дефицит насыщения соответственно меньше, что зависит от уменьшения скорости ветра внутри ценоза и от транспирации значительных количеств влаги растениями. Эта

разница особенно велика летом в умеренном климате и во время сухого сезона там, где этот сезон выражен.

ТАБЛИЦА 17

Годовой расход воды в лесу и на лугу (*мм*)
(по В. Н. Оболенскому, 1935)

Растительность	Испарение с поверхности почвы	Транспирация	Всего
Лес	123	300	423
Луг	369	129	498

На рис. 87 показан суточный ход относительной влажности во влажном тропическом лесу на юге провинции Юньнань (КНР) по сравнению с ее ходом на поляне среди леса и на метеорологиче-

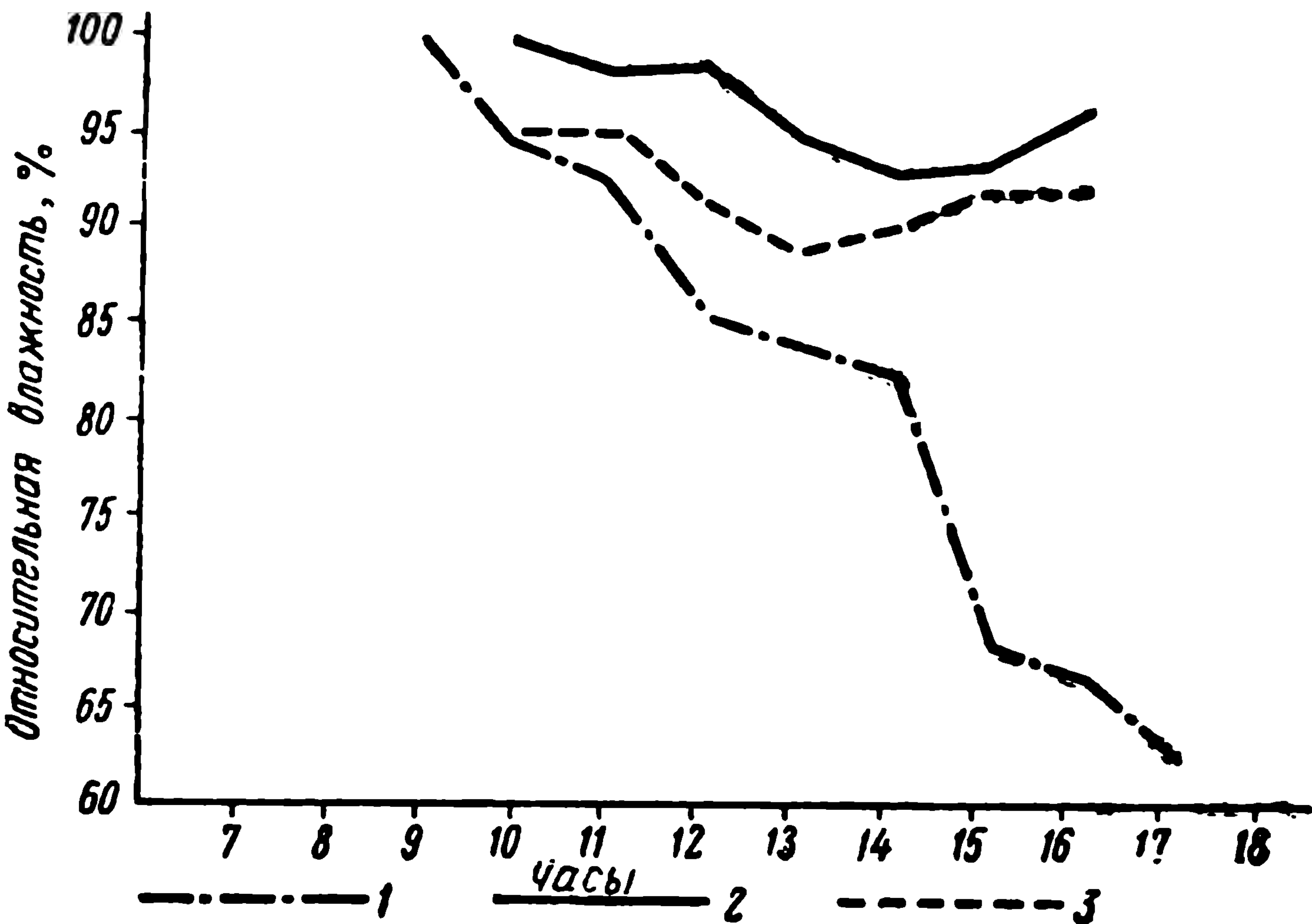


Рис. 87. Дневной ход относительной влажности воздуха в окрестностях Сяомыньяна (провиниция Юньнань, КНР):
1 — на метеорологической станции в селении, 2 — в лесу, 3 — на поляне

ской станции на открытом участке. Ровная высокая относительная влажность в лесу и несколько понижающаяся в жаркие часы дня влажность на поляне контрастируют с сильными колебаниями влажности на открытом участке. В холодный и влажный сезоны эта разница уменьшается. В лесах умеренного пояса она может достигать 6—7% и более. В лесах, образованных породами с опадающей листвой, зимой и весной (до развертывания листвы) влажность воздуха не очень сильно отличается от влажности воздуха на открытых местах. О дневном ходе дефицита насыщения

пирации воды деревьями, а также с понижением температуры воздуха над лесом, что способствует конденсации водяных паров и, следовательно, выпадению осадков. Влияние леса на количество осадков простирается и за пределы района, занятого им. Ветры, унося влагу, испаряемую и транспирируемую в лесах, переносят ее на соседние, а часто и весьма удаленные территории, где теряют ее в виде осадков.

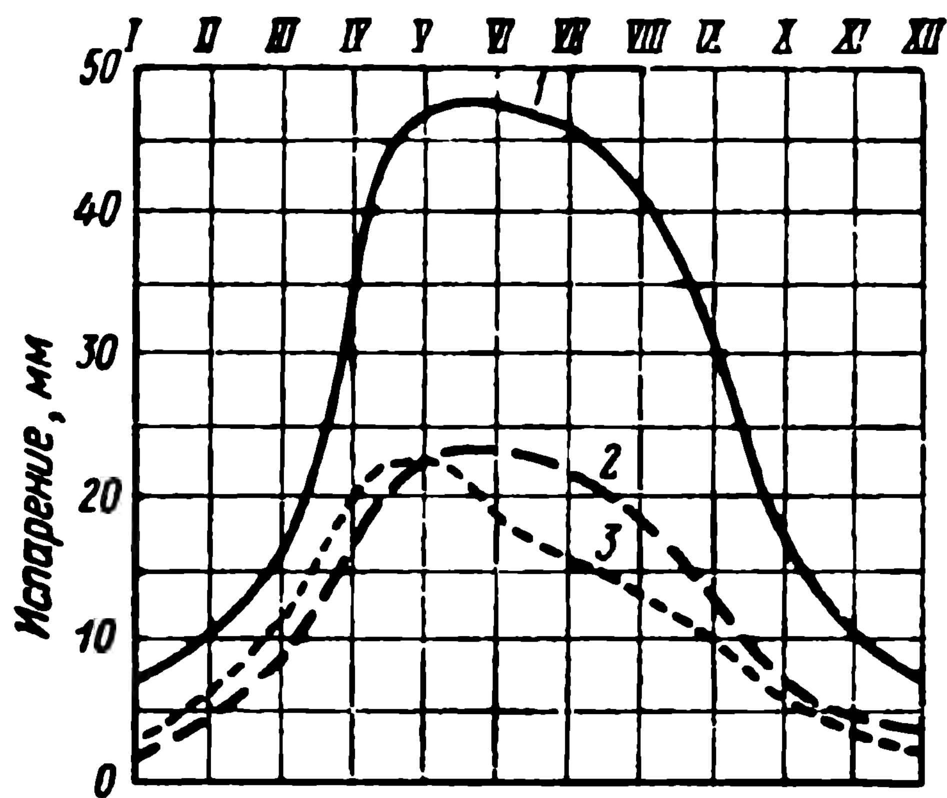


Рис. 85. Испарение на открытом месте (*1*), в сосновом лесу (*2*) и в буковом лесу (*3*) (по Шуберту)

Растительные сообщества отдают влагу в воздух путем физического испарения с поверхности почвы, поверхности самих растений и путем транспирации. Ход испарения и ход транспирации могут не совпадать, так как транспирацию регулируют сами растения, устьица которых в зависимости от содержания водяных паров в воздухе открыты в большей или меньшей степени или совсем закрыты. Испарение зависит от дефицита насыщения воздуха[1], скорости ветра, температуры воздуха и влажности почвы. Чем меньше дефицит насыщения и меньше скорость ветра, чем ниже температура воздуха и выше влажность почвы, тем меньше испарение. Так как растительные сообщества повышают влажность воздуха, поверхности почвы и уменьшают дефицит насыщения, снижают скорость ветра и дневные температуры, испарение с поверхности почвы в сообществе при прочих равных условиях ниже, чем с оголенной почвы (рис. 85). Больше других испаряют сообщества травянистых растений, меньше — сообщества кустарников и еще меньше — лесные (рис. 86).

Сказанное верно для сообществ одного и того же района, находящихся в сходных условиях существования. При этом, как показано ниже, более слабое испарение влаги лесными сообществами компенсирует значительно более сильная транспирация, свойственная этим сообществам. С мощной транспирацией связано понижение уровня грунтовых вод под лесами.

Как показал Г. Фуллер (Fuller, 1914), по мере развития растительности интенсивность испарения уменьшается. На дюнах около оз. Мичиган пионерная группировка тополя дельтовидного (*Populus deltoides*) испаряет 22,3 *см* за вегетационный период; сменяющий эту группировку сосновый лес с сосной Банкса (*Pinus*

---

[1] Дефицитом насыщения, или дефицитом влажности, называют разность между упругостью водяных паров, насыщающих воздух при данной температуре, и действительной упругостью пара.

во влажном тропическом лесу в сухой и влажный период года дает представление рис. 88.

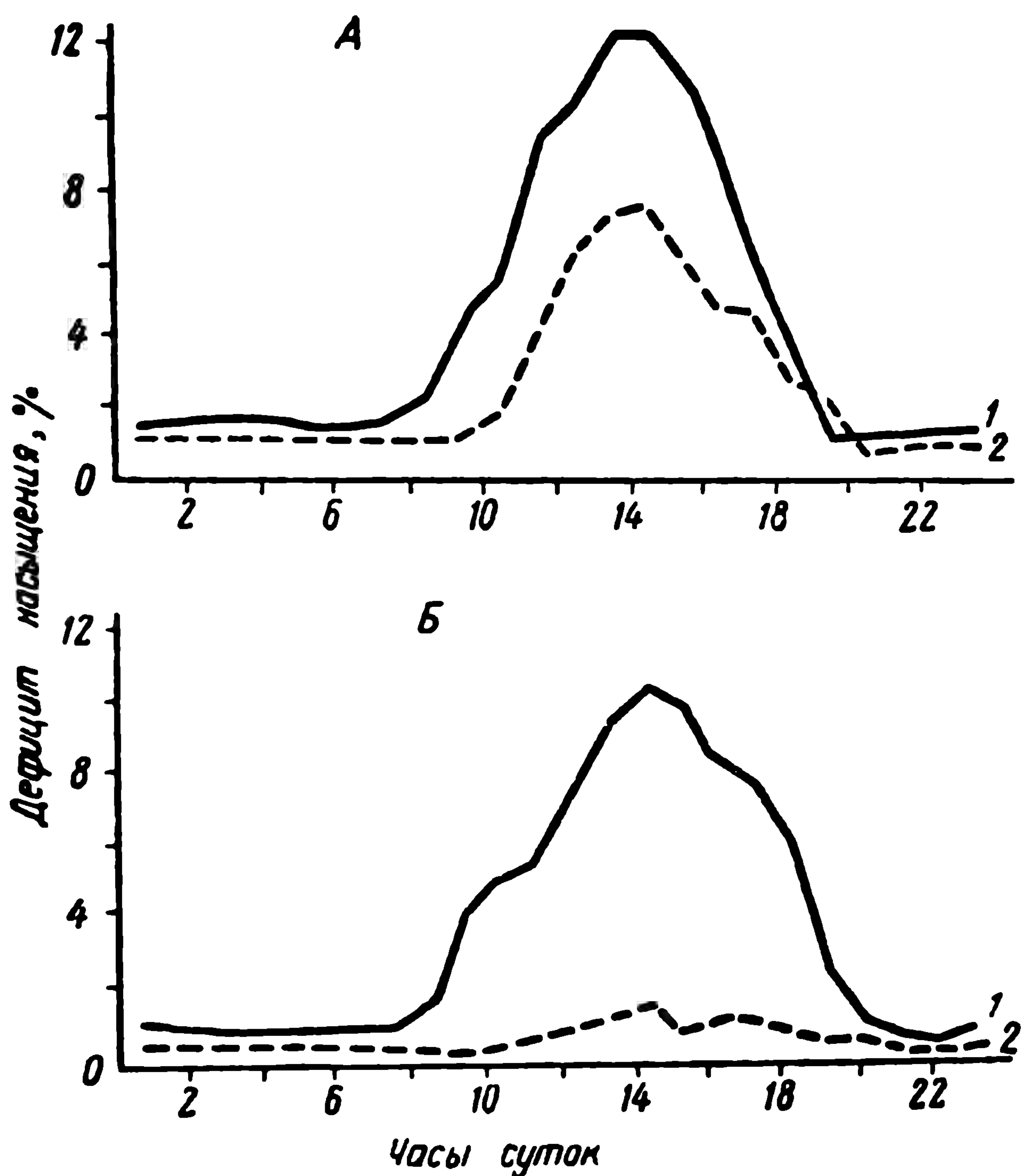


Рис. 88. Дневной ход дефицита насыщения в травяном покрове и у вершин деревьев в тропическом дождевом лесу (по Эвансу): *А* — 9 марта 1936 г. (сухой сезон); *Б* — 11 мая 1936 г. (влажный сезон):

1 — в 24 *м* над землей, на дереве, *2* — в 0,7 *м* над землей, в травяном покрове

Хорошо заметно, что в течение влажного периода ход дефицита насыщения на высоте 24 *м* над землей и в травяном покрове в 0,7 *м* над землей различается значительно слабее, чем в течение сухого периода, когда на высоте 24 *м* над землей дефицит насыщения резко возрастает в жаркие часы дня.

Существенно влияет на влажность воздуха структура сообществ. В. Г. Карпов (1956) сравнивает суточный ход влажности воздуха (и температур) в трех сообществах: в сообществе с преобладанием ясеня обыкновенного (*Fraxinus excelsior*) и ильма (*Ulmus scabra*) — наиболее светлом; в древесно-кустарниковом сообществе с преобладанием ясеня обыкновенного, дуба черешчатого (*Quercus pedunculata*) и клена татарского (*Acer tataricum*) — среднем по степени затененности; в древесно-теневом сообществе с господством клена остролистного (*Acer platanoides*), клена американского (*A. negundo*) и береста (*Ulmus campestris*) — наибо-

лее затененном. Как оказалось (рис. 89), наибольшее падение относительной влажности в дневные часы наблюдается в первом сообществе, наименьшее — в третьем.

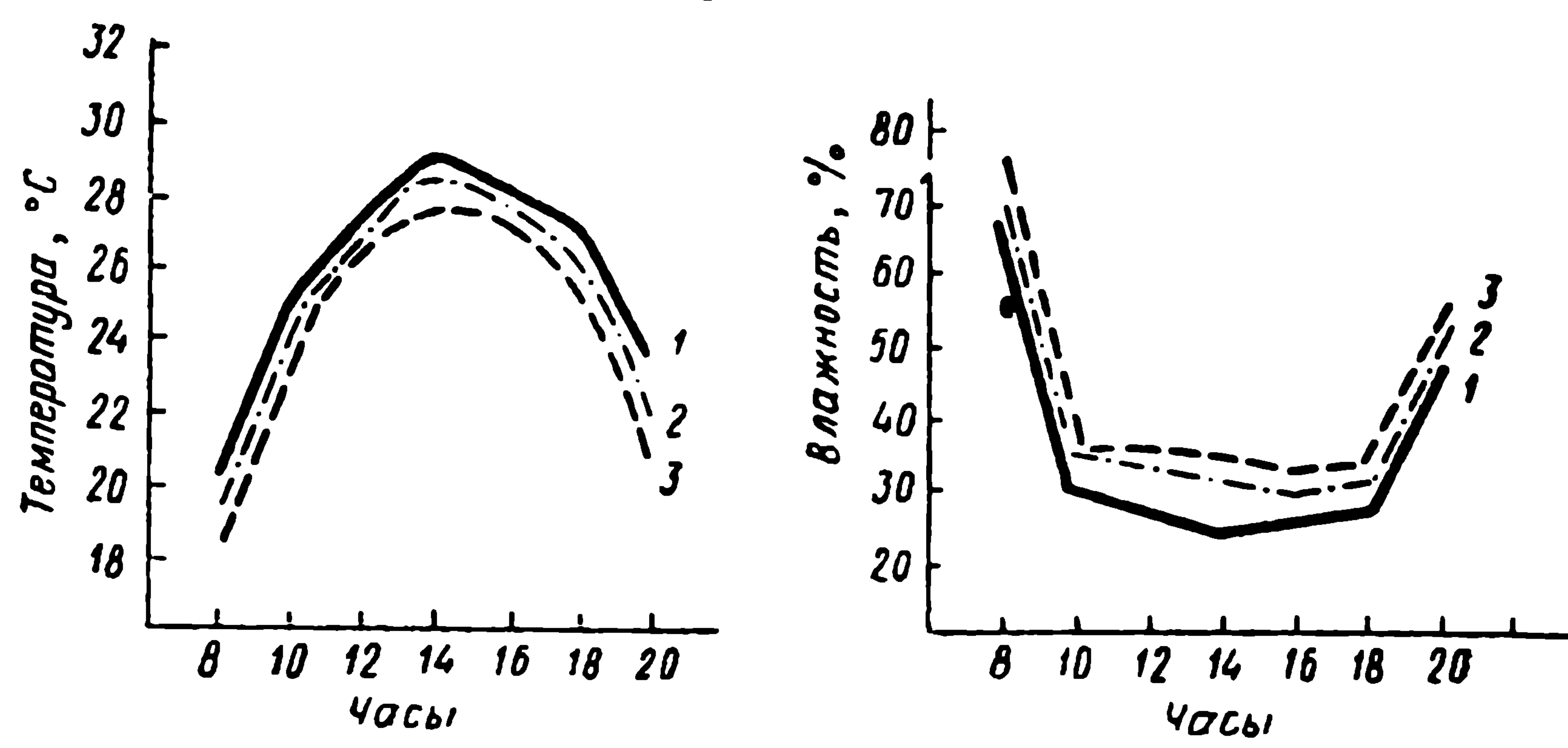


Рис. 89. Суточный ход температуры и влажности воздуха в июне и июле на высоте 20 *см* от поверхности почвы (по Карпову):

1 — в ясеневом древостое, *2* — в древесно-кустарниковом древостое, *3* — в древесно-теневом древостое

Лес понижает уровень грунтовых вод (рис. 90).

Влажность почвы под лесом в засушливых районах выше, чем влажность почвы под безлесными участками (табл. 18).

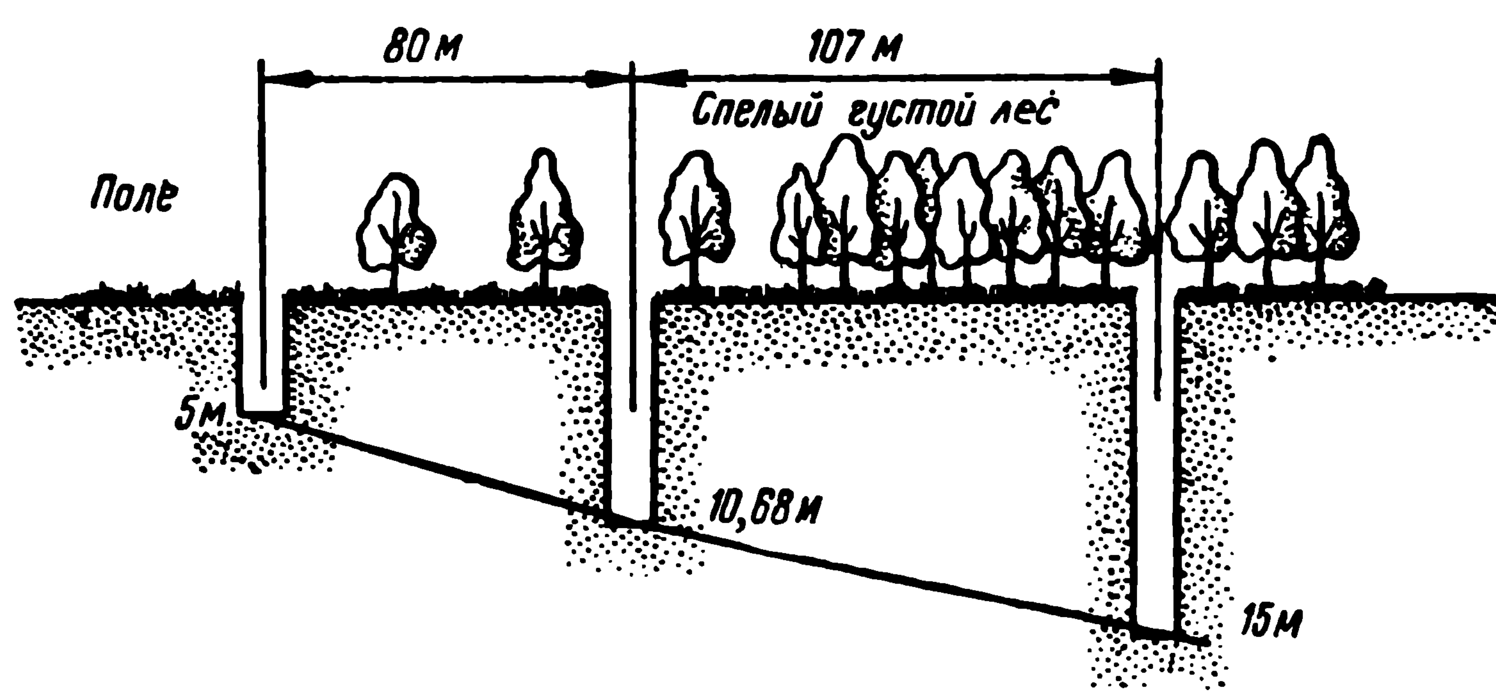


Рис. 90. Глубина стояния грунтовых вод в распаханной степи и под лесом (по Отоцкому)

ТАБЛИЦА 1Н

Сравнительная влажность почвы под лесом и на вырубке в Боровом лесничестве (Бузулукский бор)

(по данным Тольского из В. З. Гулисашвили, 1956)

Глубина, *см*	Влажность почвы, %		Глубина, *см*	Влажность почвы, %	
5—16	11,3	8,9	90—100	21,7	10,8
40—50	15,9	7,3	140—150	22,6	18,8

В несколько менее засушливых районах степной зоны, например в степях европейской части СССР, почвы под лесом также более влажны, чем под безлесной степью, но подпочвы сильно иссушаются лесом (табл. 19).

ТАБЛИЦА 19

Сравнительная влажность почвы и подпочвы в лесу и на безлесных площадях
(по данным Г. Н. Высоцкого, 1952)

Место наблюдения	Средняя влажность, %						
	поверхность почвы	почва на глубине, *м*			подпочва на глубине, *м*		
		0,1	0,25	0,5	1	1,5	2
Черный пар	3,6	21,8	24,2	24,2	24,4	20,8	19,4
Поле-жнивье	10,7	15,2	18,3	18,1	17,3	17,1	18,1
Степная целина	5,9	12,4	17,2	17,5	16,0	16,8	17,6
Лес	15,0	18,3	18,4	17,8	14,8	14,8	13,1

На севере вырубка лесов или лесные пожары обычно приводят к заболачиванию почвы.

Лес (как и другие растительные сообщества) влияет не только на влажность своих почв, но и почв прилегающих участков. Так, К. Джорджеску, И. Лупе, И. Катрина, Г. Марку (1957) пишут, что лесные полосы в области Констанца (Румыния) сильно иссушают почву той части полей, которая примыкает к полосам. Ширина этой части равна двойной высоте защитной полосы, т. е. 10—15 *м*.

Если же перерезать корни деревьев той стороны защитной полосы, которая обращена к полю, запас влаги в почве на полосе шириной 10—15 *м* и примыкающей к посадке возрастает на 10—13% по сравнению с запасом влаги при неповрежденных корнях деревьев.

Как уже было сказано, лес оказывает сильное влияние на сток, способствуя более равномерному его распределению во времени (рис. 91). Уменьшение интенсивности поверхностного стока после дождей под влиянием леса можно объяснить тем, что часть влаги впитывает мохово-лишайниковый покров, абсорбирует кора деревьев, испаряют листья и ветви деревьев, перехватывают эпифитные растения. Часть влаги поглощается мертвой подстилкой и медленно просачивается в почву. Кроме того, уменьшается скорость стока по поверхности, покрытой живыми растениями и мертвой подстилкой.

В результате этого значительная часть влаги поступает в подземные водоносные горизонты и оттуда частично усваивается корнями растений, в первую очередь деревьев, частично же стекает по уклону водонепроницаемой подпочвенной породы и поступает в реки. Подземный сток вследствие силы трения и других причин

более замедлен, чем поверхностный. Поэтому уровень воды в реках, в бассейне которых есть леса, сравнительно устойчив в течение года.

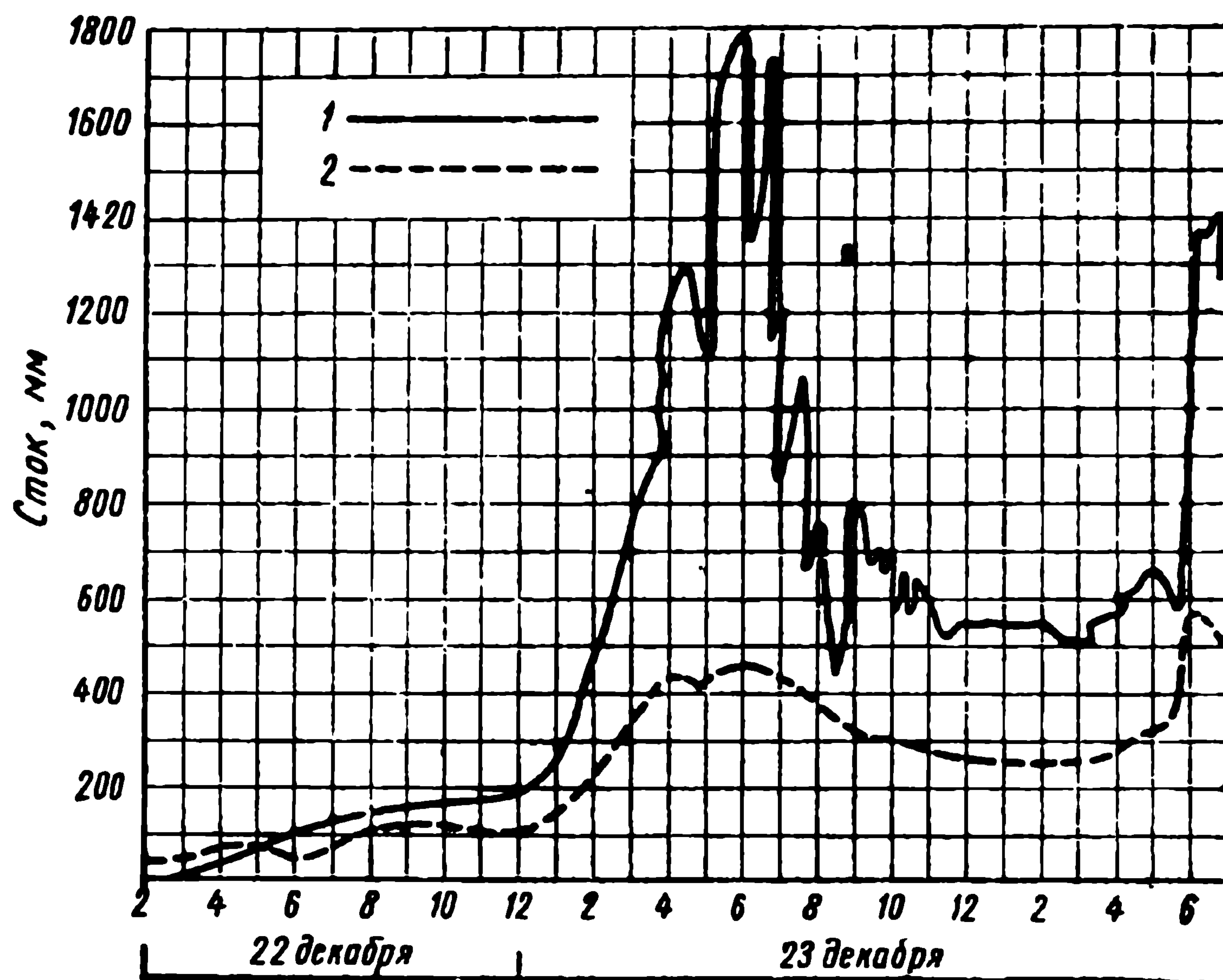


Рис. 91. Влияние леса на сток после ливня (по Ткаченко):
1 — необлесенная территория, 2 — облесенная территория

Лес сильно замедляет таяние снега. Г А. Харитонов (1959) указывает, что в приопушечной части водораздельного леса в районе Новосильской опытной станции (Среднерусская возвышенность) таяние снега замедляется на 13 дней, а в самом лесу — на 25 дней по сравнению с необлесенным участком. Поэтому прилежащие к лесу участки необлесенной местности получают в течение 2,0—3,5 недели дополнительное увлажнение от леса, расположенного выше по склону, а талая вода лучше просачивается в почву под лесом и в меньшем количестве стекает по поверхности.

Уменьшение интенсивности поверхностного стока резко снижает эрозию, причем в этом отношении существенную роль играют не только леса, но и фитоценозы, образованные травянистыми растениями. Вот почему посевы многолетних трав и посадки кустарников и деревьев представляют один из методов борьбы с ростом оврагов, а сплошная вырубка лесов в горных районах во многих странах запрещена.

ВЛИЯНИЕ ФИТОЦЕНОЗОВ НА ПОЧВЫ

Биологические факторы, в частности растительный покров, играют ведущую роль в почвообразовании. В. И. Вернадский (1934)

писал, что «живое вещество определенного состава играет основную роль в химическом механизме земной коры» и что «все бытие земной коры, по крайней мере 99% по весу массы ее вещества, в своих существенных с геохимической точки зрения чертах обусловлено жизнью». Таким образом, организмы, появившись на Земле и затем развиваясь и постепенно увеличивая свою массу, стали первоначальным источником создания и накопления живых и мертвых органических веществ (Вильямс, 1936). Накопление мертвых органических веществ было необходимой предпосылкой для возникновения новых, более совершенных организмов. Эти вновь появляющиеся живые существа постепенно вырабатывали способность к разрушению органических веществ (при котором выделялась энергия) и к их образованию путем фитосинтеза и реже хемосинтеза. Организмы, в первую очередь растительные, стали непременными участниками биогенных (связанных с живыми существами) круговоротов важнейших химических элементов — кислорода, углерода, азота, фосфора, калия, кальция и др. С возрастанием массы живых организмов на Земле роль биогенных круговоротов веществ все возрастала, а ранее существовавшие на Земле абиогенные (протекающие без участия организмов) круговороты веществ коренным образом видоизменялись. Таким образом, органический мир («живое вещество» В. И. Вернадского) по мере развития нашей планеты оказывал все более широкое и сложное воздействие на среду.

Особенности различных типов почв вырабатываются в результате взаимодействия различных почвообразующих факторов, среди которых существенную роль играет растительный покров. Разные типы почв развиваются под теми или иными типами растительности: черноземы и темнокаштановые почвы — под степями, светлокаштановые солонцеватые и бурые солонцеватые — под полупустынями, серобурые — под пустынями, подзолы и подзолистые почвы — под темнохвойными и светлохвойными лесами, бурые лесные почвы — под широколиственными и хвойно-широколиственными лесами, красные сиалитно-ферритные почвы — под саваннами, колючими лесами и сухими тропическими редколесьями, красно-желтые, красно-бурые и бурые ферралитные и алитные почвы — под постоянно влажными тропическими и экваториальными (дождевыми) лесами, красные ферралитные и красные альферралитные почвы — под тропическими парковыми лесами, редколесьями и вторичными высокотравными саваннами. Таким образом, существует общее соответствие между почвенными типами и типами растительности. Что касается растительных ассоциаций, то иногда наблюдается соответствие почвенных разностей ассоциациям растительности: например, соснякам лишайниковым обычно соответствуют железисто-гумусовые подзолы, но такое соответствие наблюдается далеко не всегда. Прежде всего почва представляет продукт значительно более длительного развития, чем растительность. Так, для того чтобы развилась почва, необходимо несколько тысячелетий — время, за которое сменяются десятки по-

колений растений, даже деревянистых. Далее, особенности материнской породы могут существенно влиять на формирование почвы и слабо воздействовать на характер растительного покрова. Таким образом, точная характеристика почвенного покрова по особенностям растительности возможна далеко не всегда.

Растительность служит основным источником органических веществ, поступающих в почву и преобразующихся в почвенный гумус (перегной). Органические вещества формируются из отмирающих надземных органов растений, накапливающихся на поверхности почвы (опад надземных частей), из отмирающих корневых систем и подземных стеблей растений, остающихся в толще почвы (опад подземных частей). Величина опада в различных сообществах резко варьирует (см. табл. 2). Максимальная величина опада характерна для тропических лесов, саванн, степей, травянистых тугаев, он значителен в лесах, особенно широколиственных, и минимален в тундрах, арктических пустынях и некоторых типах сухих пустынь.

Во всех сообществах опад различается не только по массе, но и качественно. Основную массу опада в лесах составляют надземные части растений, листья, часть ветвей и некоторая часть корней; в степных и пустынных сообществах значительную роль в опаде играют подземные части растений, несмотря на то что многолетние травы ежегодно теряют все надземные части и лишь определенную долю корневых систем; только однолетние растения ежегодно полностью переходят в опад. Это объясняется тем, что в травянистых сообществах в отличие от лесов общая масса корневой системы в несколько раз превышает массу надземных частей. В качестве примера можно указать, что в луговой разнотравной степи надземный опад составляет 10,0 *т/га*, а подземный — 8,0; в солянковой пустыне — соответственно 0,2 и 0,49, в эфемерово-полынной пустыне — 2,3 и 7,8. Следует добавить, что в настоящее время в травянистых сообществах значительная доля надземных частей растений не поступает в почву в связи с выпасом или выкашиванием и поэтому преобладание подземных частей в опаде становится все более заметным, нередко подавляющим.

Химический состав опада у разных растений резко отличается. Так, в опаде деревьев много лигнина (а в опаде мхов — его мало), в опаде травянистых растений и сфагновых мхов — целлюлозы, в остатках микроорганизмов — протеина и т. д. Содержание протеинов в опаде колеблется от 1 до 15%, лигнина — от 10 до 30, целлюлозы — от 20 до 50 и т. д.

На состав образующегося гумуса влияют не только характер опада, но и условия разложения органических остатков. В результате подзолистые почвы, образующиеся под хвойными лесами, содержат относительно мало гуминовых кислот и относительно много фульвокислот; черноземы, образующиеся под степной растительностью, имеют обратное соотношение гуминовых кислот и фульвокислот.

Растения — одно из звеньев малого (биологического) кругово-

рота зольных веществ в природе. Они извлекают корневой системой из почвы определенные минеральные вещества, транспортируют их по всему растению и нередко накапливают в каких-либо органах. При этом растения проявляют избирательность по отношению к различным химическим элементам. Среднее содержание зольных элементов в растениях составляет около 5%, у мхов и древесных растений оно колеблется от 1 до 3%, а у солончаковых и некоторых степных и пустынных растений повышается до 10—15%.

В состав зольных элементов входят калий, кальций, магний, кремний, алюминий, железо, марганец, фосфор, сера и многие другие. Так, в золе древесных растений особенно много калия и кальция, в золе хвощей и плаунов — кремния и алюминия, в золе злаков — кремния и кальция, в золе некоторых солянок — натрия. Зола хвои ели содержит около 21% окиси кремния, зола листьев березы — около 3%, зола листьев липы — около 25% окиси калия, зола листьев дуба — лишь около 7%.

После отмирания растений зольные вещества вновь возвращаются в почву с отмершими подземными частями растений или с отмершими корнями. При разложении органических остатков зольные вещества переходят в почвенный раствор, вступают в новые соединения, поглощаются почвой, снова поступают в растения и т. д. При этом вещества в значительной своей части мигрируют из нижних горизонтов почвы (в которых они поглощаются корнями) в ее верхние слои (за счет разложения опада надземных частей растений). В этой миграции солей различные растения играют неодинаковую роль. Так, сочные и полусухие солянки способствуют поддержанию засоленности верхних горизонтов почвы, сухие солянки, полыни, степные злаки и бобовые растения — наоборот, рассолению степных почв.

С этими особенностями растений связано их использование при улучшении качества почв. Растения, посев которых изменяет особенности почв в желательную для человека сторону, называются фитомелиораторами, а улучшение качества почвы с помощью растений — фитомелиорацией. Так, люцерну румынскую (*Medicago romanica*) и люцерну посевную (*M. sativa*) используют в качестве фитомелиораторов солонцеватых почв и солонцов.

Характер малого (биологического) круговорота во многом определяет многообразие типов почв, так как в различных растительных формациях и типах он неодинаков.

Растения вызывают коррозию горных пород, т. е. разрушение поверхности скал и отдельных камней. Особенно широко распространен этот вид воздействия растительного покрова на среду в фитоценозах лишайников и мхов, обитающих на скалах. В результате разрушения горных пород образуются почвы.

С помощью высших растений, особенно злаков, формируется структура природных почв. При этом механическое воздействие корней, способствующее образованию почвенных отдельностей,

сочетается с химическим воздействием корневых выделений, в результате чего эти отдельности цементируются.

Кроме того, корневые выделения, содержащие различные кислоты — молочную, угольную, яблочную, сахара и минеральные соединения, изменяют состав почвенного раствора.

ВЛИЯНИЕ ФИТОЦЕНОЗОВ НА РЕЛЬЕФ

Влияние наземных фитоценозов существенно сказывается на формировании микрорельефа, а в некоторых случаях — также мезо- и макрорельефа.

На горных склонах растительный покров, особенно леса, препятствует развитию процессов эрозии. При выпадении дождей и таянии снегов воды на склоне перераспределяются растительностью, при этом значительная часть их просачивается в почву, поэтому быстрый поверхностный сток, при котором масса частиц сносится вниз по склону, сведен до минимума. Вырубка лесов или вытаптывание лугов на горных склонах нередко приводит к катастрофическим последствиям: почвенный покров смывается, обнажаются скалы, а для того чтобы на голых склонах вновь возникли луга и леса, необходимы тысячелетия.

На равнинных междуречьях, особенно в степях и лесостепях с легко размываемыми лёссовыми подпочвами, уничтожение естественного растительного покрова приводит к быстрому росту оврагов. Врезаясь в водораздел и разветвляясь, овраги отнимают тысячи гектаров плодородных земель, делают невозможной работу сельскохозяйственных машин и портят дороги. Для прекращения роста оврагов их склоны закрепляют многолетними травами и кустарниками. Проблема предотвращения эрозии на горных склонах, в степях и лесостепях — одна из важных народнохозяйственных задач.

Поскольку растительный покров препятствует размыванию почвы, участки, скрепленные корнями или корневищами растений, при размывании поверхности часто остаются нетронутыми. Так возникает крупнокочковатый микрорельеф, свойственный фитоценозам с господством ольхи клейкой (*Alnus glutinosa*). Размыв поверхности солончаковатых лугов на почвах легкого механического состава приводит к образованию гряд, на которых растут некоторые виды волоснеца (*Elymus*) и дикого ячменя (*Hordeum*).

Различные формы рельефа тундры (бугристая тундра, пятнистая тундра), по мнению многих авторов, возникли в результате деятельности растений. Теории происхождения этих типов тундры изложены В. В. Алехиным (1950), Б. Н. Городковым (1938) и Н. Я. Кацем (1948).

Около стеблей растений могут накапливаться частички почвы, переносимые ветром, создавая своеобразные илистые или песчаные шлейфы.

Капиллярное подтягивание солей, характерное для аридных областей, создает повышения нанорельефа вокруг стеблей растений.

ВЛИЯНИЕ ФИТОЦЕНОЗОВ ВОДНЫХ РАСТЕНИЙ НА СРЕДУ

Водные растения принимают участие в отложении ила на дне водоемов, при этом количество материала, отлагаемого растениями, обычно значительно превышает количество материала, образующегося за счет животных организмов, так как общая масса водных растений (прикрепленных и свободноплавающих) гораздо выше общей массы водных животных. В результате отложения ила на дне водоема условия существования становятся неблагоприятными для данного растительного сообщества, и оно уступает место другому, приспособленному к жизни на более мелководных участках. Так фитоценоз сам становится причиной своей гибели в данном водоеме, который мелеет все больше и больше и в конце концов превращается в болото.

В морях и таких глубоких озерах, как Байкал, Танганьика и некоторых других, в которых прибрежная относительно мелководная зона занимает меньшую часть площади водоема, роль растительных организмов несколько меньше. Только планктонные (находящиеся во взвешенном состоянии в толще воды) водоросли диатомеи образуют местами на дне морей и глубоких озер более или менее обширные залежи ила — трепела, основная же масса отложений образована здесь различными животными организмами.

В светлое время суток водные растения обогащают воду кислородом за счет фотосинтеза. Это один из важных источников кислорода, растворенного в воде. Нередко в водоеме, практически почти лишенном кислорода, в скоплениях нитчаток или зарослях рдестов сосредоточиваются водные животные, нуждающиеся в кислороде для дыхания и имеющие его здесь в достаточном количестве. С другой стороны, гниющие остатки растений поглощают кислород, растворенный в воде. Зимой подо льдом гниение при очень резком ослаблении, часто при почти полном прекращении процесса фотосинтеза, приводит к резкому дефициту кислорода, вызывая так называемые заморы, когда в озерах, прудах и реках животные, в том числе промысловые рыбы, погибают от удушья.

Растения поглощают из воды соли, накапливая иногда значительные количества определенных веществ (бурые водоросли — йод, диатомовые водоросли — кремний и т. д.). При минерализации отмерших растений часть этих веществ переходит в раствор, часть отлагается на дне водоема. Эти процессы меняют солевой состав воды.

ИНДИКАЦИОННОЕ ЗНАЧЕНИЕ СООБЩЕСТВ

Будучи приуроченными к определенным условиям среды, фитоценозы могут служить индикаторами (показателями) этих условий. При этом индикационное значение фитоценозов обычно выше индикационного значения отдельных видов растений: каждый вид

может существовать при определенной, иногда весьма широкой амплитуде значений того или иного фактора, а амплитуды, при которых существуют разные виды, образующие сообщество, совпадают лишь частично. Сообщество же способно развиваться лишь при тех значениях данного фактора, которые благоприятны для жизни всех образующих это сообщество видов. Так, тростник обыкновенный (*Phragmites communis*) имеет очень широкую экологическую амплитуду, обитая в воде и на суше, на засоленных и незасоленных почвах, на глинах и песках. Сообщество же тростника с солянками может существовать только на сильно засоленных почвах.

При обсуждении вопроса о влиянии растительности на почвы уже говорилось о том, что не может быть полного соответствия между растительной ассоциацией и той почвой, на которой она произрастает. Тем не менее, фитоценозы способны быть индикаторами почвенных условий, климатических особенностей, глубины залегания, степени и характера засоления грунтовых вод, присутствия определенных химических элементов и соединений в почвах и грунтах, литологии горных пород, а в ряде случаев — особенностей тектонического строения местности. По характеру фитоценозов можно судить об имевших место на данной территории пожарах, вырубках леса, распашке, осушении местности, а также о продолжительности половодья и т. д.

Таким образом, круг индицируемых явлений чрезвычайно широк.

Не имея возможности подробно осветить вопросы индикации[1], приведем несколько примеров, иллюстрирующих индикационное значение растительных сообществ.

Почвы легкого механического состава, например песчаные, в засушливых областях Евразии характеризуются сообществами с преобладанием волоснеца гигантского (*Elymus giganteus*), овсяницы Беккера (*Festuca beckeri*), рогоплодника песчаного (*Ceratocarpus arenarius*), льнянки душистой (*Linaria odora*), кохии песчаной (*Kochia arenaria*) и ряда других видов.

Сообщества полыни высокой (*Artemisia procera*) индицируют грунтовые воды, пресные и солоноватые, залегающие на глубинах 3—5, реже до 7 *м*, а сообщества солянки сарсазана (*Halocnemum strobilaceum*) — близко залегающие (от 0,1 до 3,0 *м*), очень сильно засоленные, часто даже горько-соленые, непригодные для питья воды.

Фитоценозы с господством иван-чая (*Chamaenerium angustifolium*) в лесной зоне СССР служат показателями недавней рубки леса или недавно прошедших пожаров, а сообщества с преобладанием мятлика луковичного (*Poa bulbosa*) в степной и полупустынной зонах — показателями сильного выпаса.

---

[1] С ними можно ознакомиться в сводках: С. В. Викторов, Е. А. Востокова, Д. Д. Вышивкин, 1962; Б. В. Виноградов, 1962.

ГЛАВА 7

РОЛЬ ЖИВОТНЫХ В ЖИЗНИ ФИТОЦЕНОЗА И БИОЦЕНОЗА В ЦЕЛОМ

Взаимоотношения животных и растений крайне многообразны, играют существенную роль в жизни фитоценозов, нередко в значительной степени определяя их структуру, состав и особенности.

Напряженность отношений между организмами очень велика. Это объясняется весьма значительным количеством их. Как указывал В. И. Вернадский (1934), общее количество живого вещества на нашей планете выражается числом порядка 10^{10} — 10^{14} *т* (по другим данным, 10^{13} — 10^{15} *т*). При этом масса растений во много раз превосходит массу животных. Объем всех растений, обитающих на суше, составляет, по И. Якоби (Jacobi, 1919), 2337 *км*^{3}, а объем всех животных суши — всего лишь около 1 *км*^{3}.

В морях масса животных значительно больше, чем на суше.

Зеленые растения вместе с некоторыми (так называемыми хемотрофными) незелеными бактериями являются производителями — продуцентами органического вещества, а животные и большая часть незеленых растений — потребителями, консументами органического вещества. Кроме консументов существует группа организмов, превращающих органические вещества в минеральные соединения, — так называемые редуценты, к которым следует отнести бактерии, вызывающие гниение, и некоторые другие организмы. Среди редуцентов можно различать (Clarke, 1957) организмы разлагающие, которые превращают органические вещества в минеральные, и организмы трансформирующие, которые эти образовавшиеся в результате гниения минеральные вещества переводят в соединения, более доступные для усвоения растениями.

Роль редуцентов в круговороте веществ в природе весьма велика. Если бы их не было, поглощенные растениями и животными вещества выпали бы из круговорота, оставаясь в них в виде различных органических соединений. В этом случае круговорот веществ и существование жизни на Земле прекратились бы.

На растительноядных животных нападают хищники и паразиты. Трупы животных уничтожают некрофаги и сапрофаги (животные, питающиеся трупами) и сапрофиты (растения, питающиеся мертвым органическим веществом). Минеральные вещества, образовавшиеся в результате гниения мертвых растений и животных, вновь усваиваются растениями. Так происходит круговорот ве-

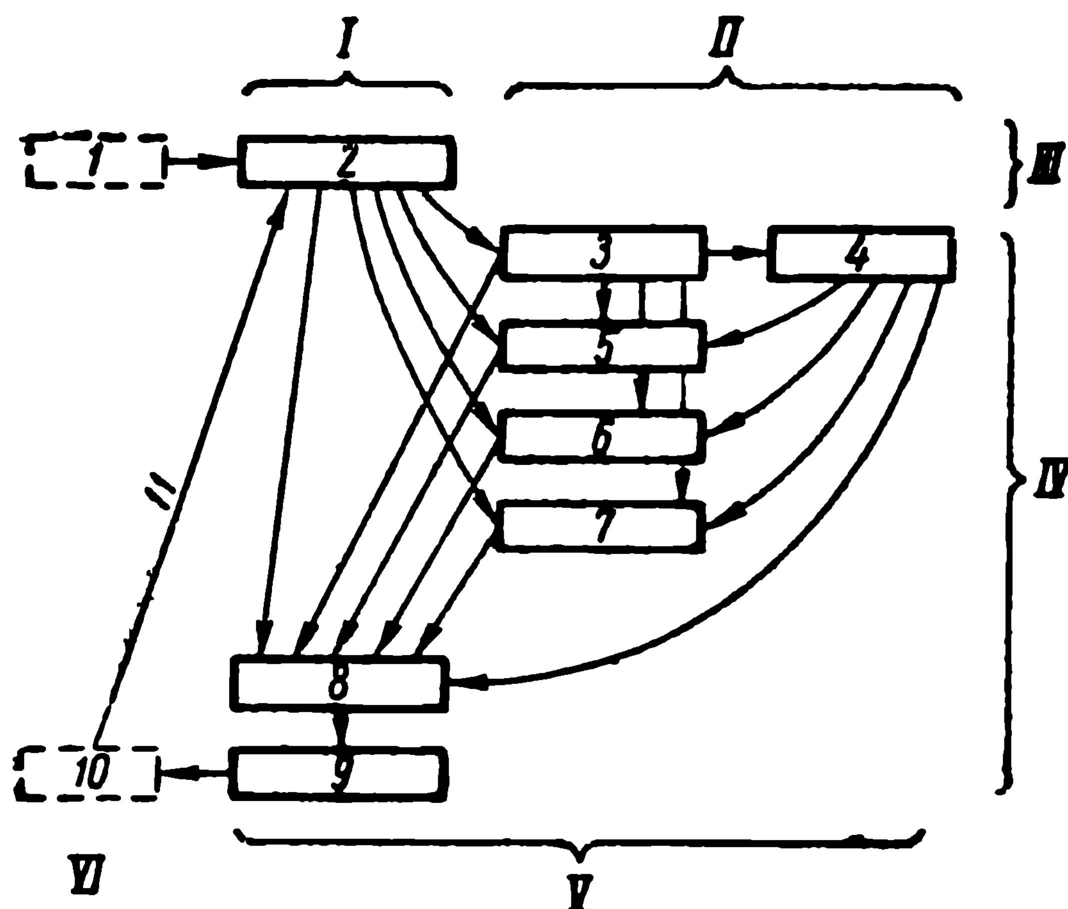


Рис. 92. Основные ступени и компоненты в самостоятельной экосистеме (биоценозе) (по Кларку, с изменениями)

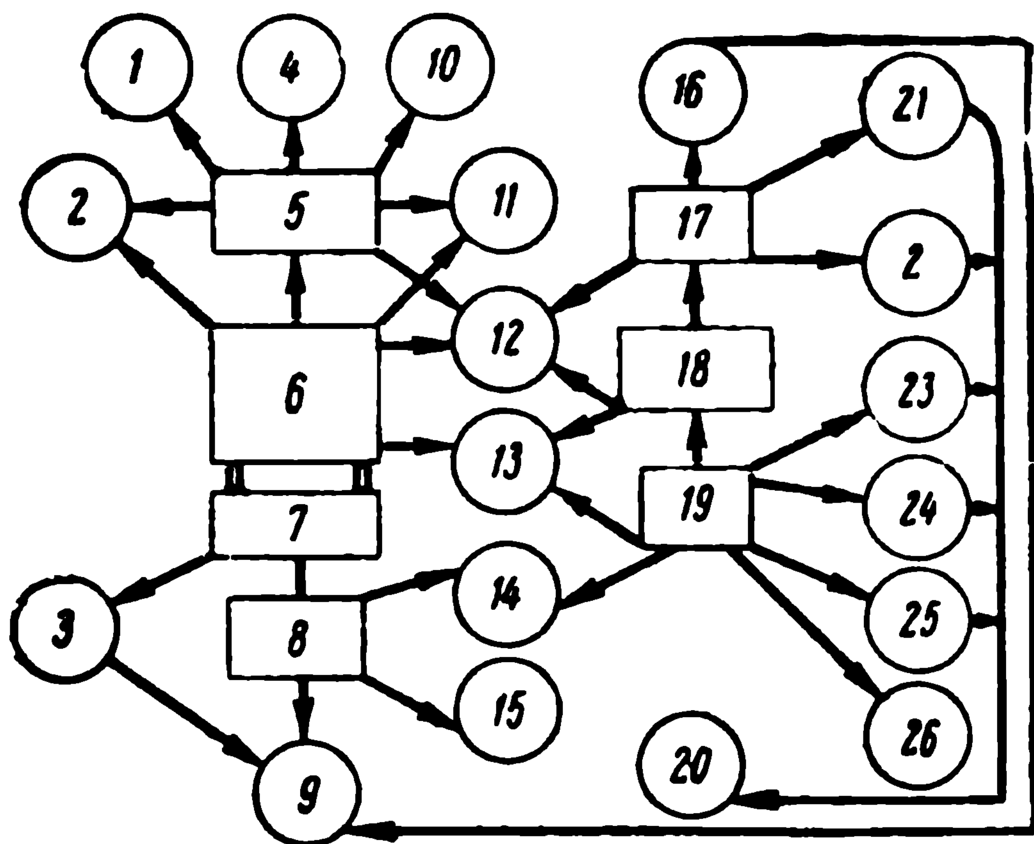


Рис 93. Схема пищевых взаимоотношений в пустынных биоценозах Бетпак-Дала (по Кашкарову):

1 — дрофа, *2* — ящерицы, змеи, *3* — слепушонка, *4* — чекан пустынный, *5* — насекомые, *6* — растительность пустыни, *7* — тюльпаны, *8* — тушканчики, *9* — совы, *10* — конек, *11* — славка пустынная, *12* — жаворонки, *13* — зайцы, *14* — волк, *15* — филин, *16* — ежи, *17* — насекомые, *18* — растительность оазиса, *19* — вода, *20* — лунь, *21* — пеночки, камышовки, *22* — славки, *23* — кулики, *24* — утиные, *25* — пастушок, *26* — головастики. Стрелки идут от добычи к хищнику, от пищи к ее потребителю.

ществ в биогеоценозе. На рис. 92 показаны роль перечисленных групп организмов в биогеоценозе и связи между ними. На этом рисунке изображены организмы *V*, в том числе существенные компоненты *I*, несущественные компоненты *II*, продуценты *III*, консументы *IV*. Из менее крупных групп организмов, входящих в состав биоценоза, отмечены: зеленые растения *2*, растительноядные животные *3*, хищные животные *4*, паразиты *5*, падальники *6*, сапрофиты *7*, разлагающие организмы *8*, трансформирующие организмы *9*. Из источников энергии *VI* изображены питательные вещества *10* и свет *1*. Показан фотосинтез зеленых растений *11*.

Между организмами в биоценозе существуют отношения в виде так называемых цепей питания, состоящих из многих звеньев, очень часто разветвленных. Почти во всех биоценозах в основании цепей питания находятся растения; лишь в биоценозах глубин морей и пещер зеленые растения отсутствуют.

На рис. 93 показаны пищевые связи между организмами в биоценозах пустыни Бетпак-Дала.

Для цепей питания характерно то, что самое нижнее звено — растения — образует наибольшую массу, следующее — потребители растений —

имеет меньшую массу, следующее — хищники первого порядка — еще меньшую массу и т. д. (рис. 94). Возникает так называемая пирамида биомасс. Существование таких соотношений в биоценозе вполне понятно, так как только в этом случае организмы, образующие какое-либо звено цепи питания, не могут полностью уничтожить организмы, входящие в состав предыдущего звена цепи.

Скорость, с которой размножаются организмы в благоприятных условиях, и, следовательно, скорость, с которой может возрастать масса органического вещества, очень велики. Многочисленные примеры, свидетельствующие о потенциальных возможностях организмов, приводит В. И. Вернадский (1934). Одна бактерия за 4,5 суток может дать 10^{36} индивидуумов потомства. Это значит, что пылинка массой в 10^{-11} — -10^{-10} *г* за 4,5 суток может дать массу, равную $1{,}4 \times 10^{17}$ *г*, т. е. количество живой материи, которое в несколько тысяч раз превышает массу всех живых организмов, находящихся в каждый данный момент в биосфере, и несколько превышает массу воды в Мировом океане.

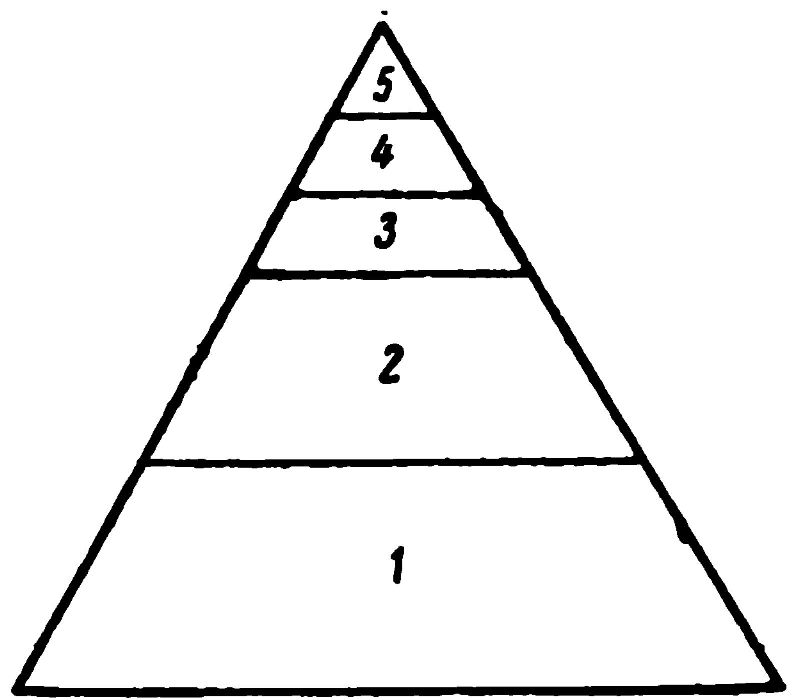


Рис. 94. Пирамида биомасс на примере соотношения весов различных конституентов озера Вебер, Висконсин (по Джюдей):

1 — фитопланктон, *2* — донная флора, *3* — донная фауна, *4* — зоопланктон, *5* — рыбы

Обычно огромная потенциальная скорость размножения растений и животных не может осуществиться в биосфере полностью в результате неблагоприятных условий — борьбы с другими организмами, отсутствия мест, пригодных для воспроизведения потомства, нападений хищников и паразитов, недостатка пищи. Лишь изредка наблюдается очень быстрое размножение организмов: в случаях так называемого цветения воды, вызываемого массовым развитием различных одноклеточных организмов (водорослей или простейших, а также рясок), и некоторых других.

Численность организмов в значительной мере регулируют их отношения с другими организмами — внутривидовые и межвидовые. В главе, посвященной взаимоотношениям между растениями в фитоценозе, об этом уже говорилось. Охарактеризуем некоторые случаи воздействия животных на растительный покров. При этом нужно иметь в виду, что кроме прямого воздействия на растительность животные оказывают и косвенное воздействие, меняя своей деятельностью особенности почв и микрорельефа.

Примерами мутуализма могут служить явления мирмекофилии, «грибных садов» насекомых, отношения между животными и растениями в процессе опыления цветков и переноса диаспор.

Мирмекофилия. Мирмекофилией называют такие отношения между муравьями и растениями, при которых муравьи используют

растения в пищу и для жилья, в то же время защищая эти растения от растительноядных насекомых.

Растения-мирмекофилы получают значительное преимущество в борьбе за существование по сравнению с остальными растениями, так как надежно защищены от нападений всевозможных потребителей растительной пищи, в первую очередь муравьев-листорезов.

Явления мирмекофилии были детально изучены Т. Белтом (Belt, 1888) и А. Шимпером (Schimper, 1903).

Цекропия железистоножковая (*C. adenopus*), широко распространенная в Южной Америке, имеет листву, охотно подгрызаемую муравьями-листорезами. В тех редких случаях, когда на дереве цекропии нет защищающих его муравьев, муравьи-листорезы обгрызают листья до срединной жилки. Если же деревья защищены хищными муравьями (например, *Azteca instabilis*), они не имеют и следов такого ущерба. Лишь зимой, когда температуры несколько понижены, защищенные муравьями деревья становятся доступными для муравьев-листорезов, так как они менее чувствительны к холоду, чем муравьи-защитники.

Центральная часть стебля цекропии поперечными перегородками поделена на камеры. Над местом прикрепления листьев имеются неглубокие желобки, вершины которых представляют округлые углубления. Этим внешним углублениям соответствуют внутренние. Поэтому стенка стебля в этом месте очень тонка; кроме того, она лишена здесь сосудисто-волокнистых пучков, колленхимы, одревесневшей паренхимы и потому мягкая. Муравьи легко прогрызают в этих местах отверстия и поселяются в камерах ствола. Основания черешков на дорсальной (спинной) поверхности одеты коричневым бархатистым покровом, среди которого свободно лежат овальные беловатые тельца, богатые протеидами и жирами, представляющие видоизмененные железы. Муравьи-защитники охотно поедают эти тельца. Углубления в стенках стеблей и тельца — приспособления к муравьям. Косвенное доказательство этого — то, что эти углубления и тельца есть у всех мирмекофильных видов этого рода и отсутствуют у единственного немирмекофильного вида цекропии.

Многие другие тропические растения имеют сходные приспособления к совместному существованию с муравьями-защитниками.

Некоторые эпифитные растения Малайского архипелага из родов мирмекодия (*Myrmecodia*) и гиднофитум (*Hydnophytum*) имеют губчатые клубни, пронизанные многочисленными, связанными друг с другом пустотами. Эти пустоты всегда заселены хищными муравьями, бросающимися в атаку при прикосновении к клубню. Есть много растений с внецветковыми нектарниками, расположенными на листочках обвертки, прилистниках, прицветниках, черешках, посещаемых муравьями, но без каких-либо камер, служащих этим муравьям жильем. Для кассии незамеченной (*Cassia neglecta*), юринеи мягкой (*Jurinea mollis*) и многих других

растений установлено, что эти муравьи отгоняют от цветков вредителей.

Можно думать, что симбиотические отношения между растениями и муравьями развивались следующим образом: возникновение внецветковых нектарников; посещение этих нектарников муравьями и отпугивание или уничтожение вредных насекомых; возникновение особых камер, заселяемых муравьями; образование особых питательных телец, поедаемых муравьями.

Роль животных в опылении. Цветки растений опыляют животные или ветер, реже вода. Из животных опыление совершают чаще всего насекомые, реже птицы и летучие мыши.

Ветер, животные и вода обеспечивают перекрестное опыление. У многих растений с этим связано развитие более сильных семян; некоторые виды даже самостерильны, т. е. не способны к самоопылению. Однако для целого ряда растений самоопыление обычно.

В процессе приспособления к опылению животными цветки вырабатывают нектар, доставляют животным в качестве пищи пыльцу, иногда воска и смолу, служащие насекомым для постройки гнезд, иногда пищей насекомых служат волоски и различные съедобные ткани цветка; изредка цветки имитируют самок насекомых и тем привлекают самцов тех же видов.

В тундре сильно развито ветроопыление и самоопыление, энтомофилия (опыление при помощи насекомых) развита слабо, насекомые редко посещают цветки. Из насекомых преобладают шмели, представленные небольшим числом видов, и представители отряда двукрылых. Первые являются единственными опылителями растений с зигоморфными цветками — видов родов астрагал (*Astragalus*), остролодочник (*Oxytropis*) и копеечник (*Hedysarum*) из семейства бобовых и рода мытник (*Pedicularis*) из семейства норичниковых. Следует отметить, что тундровые мытники имеют тенденцию к автогамии (самоопылению), что может быть связано с распространенностью их в ерниковых тундрах, где шмели летают реже, чем в понижениях с ивняками, в долинах рек, к которым часто приурочены заросли бобовых. Растения с неспециализированными цветками — с актиноморфными и короткотрубчатыми венчиками, из которых в тундре преобладают виды семейств розоцветных, лютиковых, сложноцветных, гвоздичных, камнеломковых, крестоцветных, гречишных, посещаются преимущественно двукрылыми, особенно из семейства мушиных (Muscidae). В северных подзонах тундры отсутствуют или играют ничтожную роль пчелы, тахины, львинки, жужжала, антофильные жуки (Чернов, 1966).

У растений тундры сильно развито вегетативное размножение, особенно у тех видов, у которых самоопыление осуществляется с трудом или в малой степени. Способность растений к вегетативному разрастанию помогает удерживать занятую территорию, способствует переживанию вида в случае затруднений с перекрестным опылением и обеспечивает привлечение насекомых-опылителей,

создавая им условия для продуктивного сбора пыльцы и нектара.

Многие виды растений, энтомофильные в других зонах, обнаруживают здесь сильную тенденцию к самоопылению, образуя при этом цветки меньших размеров и прекращая выделение нектара или ослабляя его.

По наблюдениям О. Хагерупа (Hagerup, 1951), на Фарерских островах энтомофильные растения сосредоточены близ человеческого жилья, около птичьих базаров и вдоль низменных берегов с гниющими остатками водорослей и морских животных, т. е. в местах, где держатся мухи (условия благоприятны для их личинок) — основные опылители.

По А. Шимперу (Schimper, 1903), в высокогорьях горных стран условия опыления растений различаются. В высокогорьях Альп, хотя насекомых здесь меньше, чем на соседних низменностях, они посещают растения не реже, чем на низменностях. С возрастанием высоты над уровнем моря быстро уменьшается численность пчелиных, за исключением шмелей, и сильно возрастает количество бабочек. Поэтому число видов растений, опыляемых бабочками, в горах возрастает: в Альпах их 53 вида, а на Нижне-Рейнской низменности — 36.

Роды растений, представленные на низменностях видами, опыляемыми пчелами, в Альпах представлены видами, опыляемыми бабочками. Один и тот же вид может иметь на низменности приспособления к опылению пчелами, в горах — к опылению бабочками.

На Норвежском плато вообще мало насекомых-опылителей, поэтому немногие растения имеют приспособления к перекрестному опылению. Так, на плоскогорье Доврефьелль из 76 альпийских и арктических видов лишь 2 анемофильны, а 74 энтомофильны, но из них самоопыления никогда или почти никогда не бывает у 12 видов (16,2%); встречается как самоопыление, так и перекрестное опыление у 40 видов (54,0%); регулярно или легко осуществляется самоопыление у 22 видов (22,9%).

В пустыне Тимбукту (Hagerup, 1932) жара столь велика, что насекомые-опылители не могут существовать в приземном слое воздуха и опыляют лишь деревья, поэтому энтомофильных растений здесь мало. Анемофильных видов также мало, так как растения одного и того же вида находятся на значительном расстоянии друг от друга, а нежные пыльцевые зерна в жарком воздухе гибнут. Поэтому господствует самоопыление.

Как на океанических, так и на материковых островах относительное количество энтомофильных растений меньше, чем на континентах, так как на островах меньше насекомых. Это объясняется тем, что сильные ветры, обычные на островах, с одной стороны, уменьшают количество насекомых и связанных с ними энтомофильных растений, с другой стороны, благоприятствуют существованию ветроопыляемых растений. Поэтому большая часть островных флор бедна растениями с яркоокрашенными цветками. Исключение представляют лишь те острова, на которых есть животные-опылители. Так, флора островов Хуан-Фернандес, где исключительно обиль-

ны разнообразные бабочки, много опылителей-двукрылых, имеются два вида колибри, окраска цветков отличается яркостью.

В тропических лесах растения опыляют летучие мыши, птицы, многочисленные крупные бабочки. Отсюда обилие цветков с очень длинными трубками венчика. Каулифлорию (образование цветков на стволах и толстых ветвях) ранее рассматривали как приспособление к опылению летающими насекомыми, которые не имеют достаточного простора для полета в кронах и плохо видят там цветки. В последнее время установлено, что цветки, расположенные на стволах, посещают и опыляют муравьи.

Ветроопыляемые растения обильны в степях, саваннах, везде, где есть простор для ветра, а существование сухого периода ограничивает деятельность насекомых. В лесах с опадающей листвой ветроопыление происходит в период, когда эти леса еще не оделись листвой. Энтомофильные растения обильны в травяном и кустарниковом ярусах лесов с опадающей листвой, во фриганах, во влажных тропических лесах.

В условиях умеренного климата многие ранневесенние растения, относящиеся к родам, среди которых преобладают энтомофильные виды, развили способность к вегетативному размножению, а их семенное размножение в этих условиях, когда насекомых мало, приобрело второстепенное значение. Поэтому, как указывает С. Н. Мельниченко (1934), отношения этих растений с посещающими их цветки насекомыми носят характер комменсализма, при котором насекомые не могут существовать без растений, а растения без насекомых могут сохраниться.

Приведенные примеры особенностей опыления растений в разных зонах, районах и фитоценозах показывают, что возможность опыления цветков тем или иным способом существенно влияет на географическое распространение растений, а также на их распределение внутри фитоценоза и на сезонный ритм развития. В ряде случаев растения, проникая в новые для них условия, меняют способ опыления, что отражается на ряде их морфологических, физиологических и экологических особенностей.

Перенос и распространение диаспор растений животными. Способы переноса диаспор растений животными можно объединить в четыре группы: 1) перенос проглатываемых, но не перевариваемых диаспор в кишечном тракте, — эндозоохория; 2) перенос диаспор, прикрепляющихся к поверхности тела животного, — эпизоохория; 3) перенос диаспор в процессе запасания корма, строительства гнезд и т. д. — синзоохория; 4) перенос диаспор муравьями — мирмекохория.

Эндозоохория. При поедании животными плодов с мягкой вкусной мякотью и хорошо защищенными от переваривания семенами значительная часть семян проходит через кишечный тракт неповрежденной и переносится на дальние расстояния. В других случаях животные могут переваривать плодики или семена, а также споры, но часть их проходит неповрежденными сквозь кишечный тракт и впоследствии прорастает. Для многих семян про-

хождение через кишечный тракт и действие желудочного сока животных очень полезно, так как повышает их всхожесть.

Птицы, перенося диаспоры растений, могут занести их в те места, где ранее эти растения отсутствовали, и тем самым обогатить состав тех или иных фитоценозов. Так, в одно из лесничеств Воронежской области птицами было занесено 18 видов кустарников, в том числе красная и черная бузина, крушина ломкая и слабительная, калина, терн, черемуха, рябина, барбарис, бересклеты бородавчатый и европейский, два вида шиповника, черная смородина и др. (Брюн, 1939).

Скот в США часто поедает сладкие бобы мескитного куста (*Prosopis*) и распространяет неперевариваюшиеся семена этого растения; таким же путем распространяются барбарис и травянистые сорняки.

В лесах умеренного пояса СССР медведь распространяет многие ягодные растения. На месте старых куч медвежьих экскрементов развиваются густые всходы черемухи и других видов. Таким образом, медведи бессознательно производят гнездовой посев растений (см. также Формозов, 1952).

Споры грибов из семейства фалловых (Phallaceae) проходят неповрежденными сквозь пищеварительный тракт жуков-мертвоедов, питающихся тканями плодовых тел этих грибов.

Эпизоохория. Многие растения имеют специальные приспособления для переноса их плодов или семян на поверхности тела животных. Прицепки на плодах или семенах имеют различные виды семейств сложноцветных, зонтичных, бурачниковых, амарантовых, розоцветных, мотыльковых и ряда других. Запутываются в шерсти животных зерновки ковыля с полосками обращенных назад волосков. Снабжены колючками, цепляющимися за шерсть, плоские членики стеблей кактуса-опунции. У многих полупаразитных растений из семейства ремнецветных: форадендрона (*Phoradendron*), омелы (*Viscum*) и ремнецветника (*Loranthus*) — плоды с клейким содержимым. Когда птица поедает плоды таких растений, семена прилипают к ее клюву. Перелетая с дерева на дерево и очищая клюв о ветви, птица помогает распространению этих полупаразитов.

Многие растения, не имеющие специальных приспособлений к переносу их диаспор животными, также распространяются ими на далекие расстояния. Семена и плодики, а также вегетативные части очень многих растений пристают вместе с грязью к ногам птиц и млекопитающих или случайно заглатываются ими при плавании по воде, лежании или сидении на земле. Водоплавающие или голенастые птицы переносят на теле диаспоры водных растений из водоема в водоем. Так же переносят животные и многие наземные растения. Споры многих грибов распространяются птицами, споры болезнетворных растительных организмов, в том числе и паразитических грибов, — насекомыми.

С появлением на Земле человека многие растения, ранее расселявшиеся эпизоохорно, стали с большим успехом распространять-

ся человеком. Вот почему многие из них вошли в состав фитоценозов сорных и рудеральных (мусорных) местообитаний.

Таким образом, эпизоохорный способ переноса диаспор играет большую роль в формировании фитоценозов, особенно на первых стадиях их развития, когда конкуренция между растениями еще относительно слаба.

Синзоохория. К этому способу относятся многочисленные случаи переноса диаспор с гнездовым материалом, а также случаи переноса съедобных плодов и семян для поедания или для устройства запасов.

Очень часто на колониях грызунов прорастают семена растений, принесенных этими зверьками. Давно известны так называемые сурочьи сады — заросли растений на колониях сурка. Общественная полевка, очищая нору, выбрасывает на поверхность семена ранее затащенных туда растений и тем самым способствует их прорастанию на колонии (Родионов, 1924).

Многие млекопитающие и птицы не могут найти заготовленных ими запасов семян и плодов, и если они находятся в благоприятных для прорастания условиях, то дают начало развитию растений; животные теряют по дороге часть запасаемых семян, которые впоследствии прорастают. По Д. Н. Бибикову (1948), в бассейне р. Печоры на каждом гектаре тайги и горной тундры спрятано кедровками от 4000 до 34000 «кедровых орехов». Запасает их и бурундук. Сойка распространяет желуди дуба. Растения с тяжелыми диаспорами: орех (*Juglans*), кария (*Carya*) и дуб (*Quercus*) — могут распространяться вверх по склонам только при помощи животных (Daubenmire, 1959).

Мирмекохория. Муравьи часто утаскивают семена, имеющие маслянистые или мучнистые придатки, например семена чистотела, фиалок и других видов, и, отгрызая придатки, бросают семена, не теряющие при этом всхожести. Переносят они и значительное количество семян, не имеющих придатков. Образуются так называемые муравьиные аллеи из брошенных муравьями семян вокруг троп и муравьиные сады вокруг муравейников. Конечно, значительную часть семян муравьи поедают и потому прорастают далеко не все. Так, В. Шафер (1956) приводит список представителей 32 родов растений, семена которых переносят муравьи. В травяном покрове букового леса он насчитывает 45 видов, в дубовом смешанном лесу — 80 видов, в сосновом — 16 и в еловом — 9 видов. Известны мирмекохорные растения и в тропиках. Вероятно, для ряда лесных и луговых растений мирмекохория — единственный или основной способ распространения семян.

Растения, образующие разные фитоценозы, а в одном и том же фитоценозе входящие в состав разных ярусов, отличаются по способам распространения диаспор.

Так, в степях и саваннах мало видов, распространяющихся эндозоохорно, и много видов анемохорных. В верхних ярусах леса преобладают растения, распространяемые ветром и животными. В последнем случае растения имеют или крупные плоды и семена,

переносимые животными с целью запасания, или обладают мелкими съедобными плодами, переносимыми эндозоохорно. В кустарниковых и травяных ярусах леса много эндозоохоров, а среди травянистых растений леса — и мирмекохоров.

Если отношения, рассмотренные выше, благоприятны для растений и дают им преимущества в борьбе за существование, то рассматриваемое ниже воздействие животных на растения в процессе питания животных оказывает угнетающее действие на определенные виды и тем дает преимущество в борьбе за существование их конкурентам.

ВОЗДЕЙСТВИЕ НА РАСТЕНИЯ ЖИВОТНЫХ В ПРОЦЕССЕ ПИТАНИЯ

Интенсивность влияния животных на растительный покров зависит от особенностей их кормового рациона. Животные с узким кругом кормов (стенофаги) редко дают вспышки массового размножения, так как при недостатке излюбленных кормов не могут перейти на питание другими видами растений. Массовое размножение этих видов возможно лишь тогда, когда они питаются растениями, являющимися доминантами растительного покрова, развивающими значительную массу листьев и стеблей. Гусеницы молдавской огневки (*Cledeobia moldavica*), питающиеся типчаком (*Festuca sulcata*), подгрызая его дерновинки на границе надземных и подземных частей, в годы массового размножения почти полностью уничтожают это растение, а на освободившихся местах развиваются однолетние растения.

Гораздо чаще массовое размножение, сопровождающееся полным уничтожением растительного покрова, наблюдается у животных, в кормовой рацион которых входит значительное количество видов растений (полифагов), например у саранчи, гусениц непарного шелкопряда, полевок и др.

Однако не следует думать, что полифаги поедают все растения подряд и воздействуют на растительность одинаково. Даже близкие виды, имея различный состав кормов, совершенно по-разному влияют на растительность. Так, лесная мышь предпочитает семена и плоды, богатые жирами, а домовая мышь — семена и плоды, богатые крахмалом. Поэтому первый вид связан с лесными и кустарниковыми фитоценозами, где уничтожает урожаи маслянистых семян и плодов доминирующих здесь видов растений, а домовая мышь до поселения в жилье человека была связана со степными фитоценозами, в которых семена злаков богаты крахмалом. Обыкновенная полевка предпочитает зелень злаков с широкими листьями и видов северо-степного (красочного) разнотравья, а степная пеструшка — зелень узколистных дерновинных злаков и видов южно-степного (бескрасочного) разнотравья. Поэтому обыкновенная полевка связана с северными степями и лугами, а степная пеструшка — с южными. В случаях, когда обыкновенная полевка про-

никает в южные степи, она обитает здесь не в плакорных условиях, а в понижениях, где растительность менее ксерофильна и имеет большое сходство с растительностью северных степей. Эта специализация животных по отношению к кормам как результат длительной жизни в определенных фитоценозах приводит к тому, что животные-полифаги, обитающие в том или ином ценозе, наиболее заметное воздействие оказывают на доминирующие растения.

Зимой воздействие на растительность растительноядных животных, не впадающих в спячку, более заметно, чем летом. У грызунов, передвигающихся под снегом (лемминги и многие другие виды полевок), вредоносная деятельность проявляется на меньшей площади, чем летом. Некоторые виды, например водяная полевка, летом питаются зеленой растительной массой, а зимой переходят к подземному образу жизни, подгрызая корни трав, кустарников и деревьев. Для видов, передвигающихся по снегу, доступны лишь те растения, у которых стебли подняты над поверхностью снега, и эти растения очень сильно страдают от погрызов.

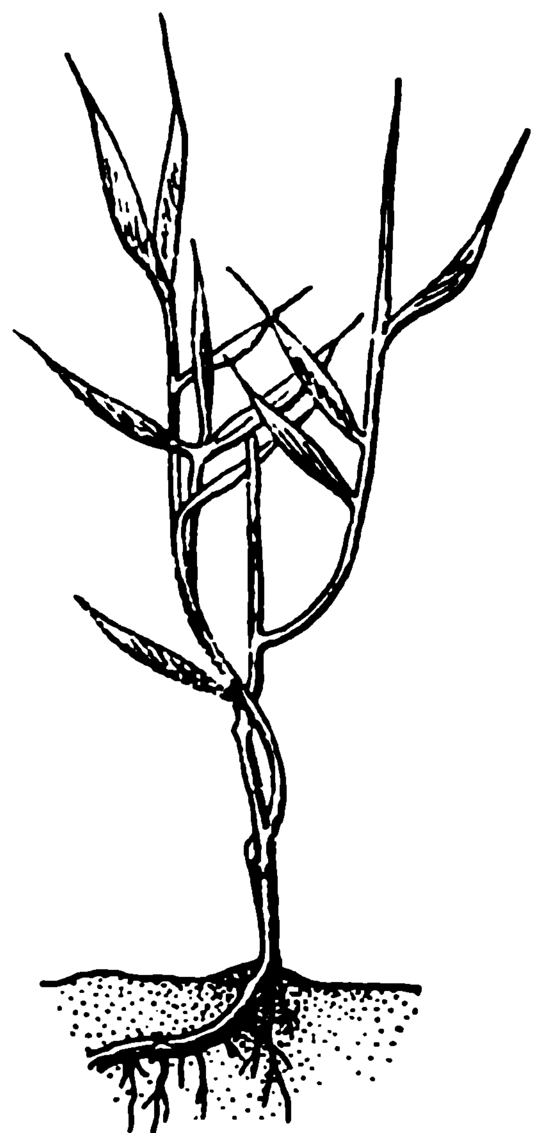


Рис. 95. Стебель тростника, обгрызенного водяной полевкой, с тремя новыми побегами (по Формозову и Воронову)

Объедая растения, животные иногда наносят им такие повреждения, которые меняют облик растения.

Зайцы вредят молодым посадкам, например в лесополосах, систематически обгрызая верхушки деревцев, в результате чего часть растений гибнет, часть прекращает рост в высоту и начинает сильно ветвиться. Кусты, подгрызенные зимой зайцами на высоте, соответствующей высоте снежного покрова, усиленно ветвятся, то же наблюдается у саксаула в пустынях под влиянием подгрызания его песчанками и гребнепалым тушканчиком. Даже травянистые растения могут приобрести не свойственную им обычно ветвистость (рис. 95).

Неоднородность воздействия животных на разные виды растений ведет к изменению состава растительного покрова. При этом длительное совместное существование растительного и животного мира привело к выработке растениями различных приспособлений, защищающих их от растительноядных животных: колючек, жгучих волосков, ядовитых веществ и пр. Однако все приспособления относительны: колючки на стволах защищают деревья от порчи млекопитающими, но не спасают от растительноядных насекомых и т. д. Пахучие вещества отпугивают не всех животных (в том числе и насекомых), например пахучие полыни поедают овцы, верблюды, а в молодом состоянии и другие домашние животные. Такие виды пиретрум, как далматская ромашка (*Pyrethrum cinerariaefo-*

lium) и кавказская ромашка (*P. carneum*), богатые пиретринами и потому дающие сырье для изготовления инсектицидов, имеют своих вредителей из числа насекомых. Быстрый рост поврежденных животными органов растений и замену их другими также следует рассматривать как приспособление, позволяющее растениям преодолеть вредные последствия этих погрызов.

Воздействие животных на растительный покров в процессе питания в разных зонах неодинаково.

Зона тундры. Растительность тундры характеризуется господством кустарниковых, лишайниковых, моховых и осоково-злаковых фитоценозов. Краткость вегетационного периода и медленный рост тундровых растений делают их весьма чувствительными по отношению к воздействию животных.

Один из основных компонентов растительного покрова тундры — лишайники из родов кладония (*Cladonia*), стереокаулон (*Stereocaulon*) и цетрария (*Cetraria*) — растут чрезвычайно медленно. По В. Н. Андрееву (1954), годичный прирост кладонии лесной (*Cladonia silvatica*) в различных подзонах тундры составляет от 3,7 до 4,7 *мм*, прирост кладонии стройной (*Cl. gracilis*) — 4,8—5,2 *мм*, цетрарии клобучковой (*Cetraria cucullata*) — 5,0—6,3 *мм*, цетрарии снежной (*C. nivalis*) — 2,4—5,2 *мм*, стереокаулона пасхального (*Stereocaulon paschale*) — 4,8 *мм*. В связи с этим средние обороты пастбищ с кладонией альпийской (*Cladonia alpestris*) при полном стравливании составляют от 20 до 25 лет, с кладонией лесной (*C. silvatica*) — от 7 до 15, с кладонией оленьей (*C. rangiferina*) — от 6 до 13. Однако, поскольку ягели стравливаются не полностью, оборот пастбищ уменьшается до 4 лет.

Из грызунов сильно воздействуют на растительность тундры лемминги (Тихомиров, 1955, 1959), особенно зимой, когда их передвижения под снегом ограничены. Лемминги уничтожают значительные количества растений; весной вода смывает подгрызенные ими растения в депрессии и местами отлагает их в виде валов и отдельных клочков сена. Накапливаясь, эти залежи сена постепенно преобразуются в удлиненные торфяные бугры длиной 10—15 *м*, шириной 20—30 *см* и высотой 20—40 *см*. Под залежами сена вечная мерзлота оттаивает медленнее, чем на открытых участках.

Гуси, выщипывая траву, способствуют превращению пушицево-моховых тундр в моховые с пятнами голой почвы. В дальнейшем под влиянием усиления аэрации, лучшего просушивания верхних слоев почвы и более глубокого оттаивания вечной мерзлоты моховые тундры переходят в осоко-пушицевые пятнистые, а затем в осоково-моховые пятнистые. На голых пятнах в большом количестве разрастается синезеленая водоросль носток (Тихомиров, 1959).

Зона лесов умеренного пояса. Влияние животных на растительный покров лесов умеренного пояса многообразно. Животные поедают травянистые растения, кустарнички, лишайники, грибы и мхи, растущие под пологом леса (мхи поедаются очень немногими видами животных), повреждают вегетативные части де-

ревьев и кустарников, уничтожают плоды, семена и проростки деревьев и кустарников, а также уничтожают и повреждают лесные культуры.

Растения, образующие травяно-кустарничковый покров в лесах, поедаются многими животными, начиная с таких крупных обитателей леса, как лоси, олени, косули, кабаны, медведи, кончая мелкими зверьками — зайцами, мышевидными грызунами, белками, бурундуками, а также многими видами птиц, особенно из отряда куриных — тетеревами, рябчиками, фазанами и пр. Это приводит к созданию пятнистости напочвенного покрова, так как животные уничтожают определенные растения, не трогая других; в некоторых случаях — к улучшению условий произрастания семян древесных пород (Новиков, 1953, 2).

Взрослым и молодым деревьям и кустарникам значительный вред наносят насекомые, птицы и млекопитающие.

Насекомые, поедая листья, хвою, в том числе молодые побеги деревьев, могут уничтожить леса на огромном пространстве. Так, в Восточной Сибири сибирским шелкопрядом повреждены леса на площади 4000000 *га*. В Бурятской АССР лиственничная листовертка повредила лес на площади около 1000000 *га*. В Канаде с 1910 по 1918 г. еловая листовертка только в двух провинциях уничтожила столько лесов, что погибшей древесины хватило бы почти на 30 лет для производства целлюлозы во всей Канаде (Ткаченко, 1955).

Наряду с насекомыми, поедающими листву, почки и побеги (различные шелкопряды, пяденицы, златогузки, листовертки, пилильщики, майский жук и др.), известно большое число видов, разрушающих древесину и кору деревьев (жуки-усачи, короеды и др.). Особенно обильно размножаются эти вредители после пожаров и вырубок, когда на месте, где был лес, скапливается большое количество мертвых и больных деревьев и их остатков. Таким образом, в результате деятельности насекомых могут возникнуть смены растительного покрова: на месте уничтоженных хвойных лесов развиваются мелколиственные леса, образованные березой или осиной; в других случаях на месте леса появляются болота, заросли кустарников или материковые луга.

Следует отметить, что в здоровом лесу так называемые вторичные вредители — виды, нападающие на ослабленные и больные деревья, как правило, не дают вспышек массового размножения. Так, в польской части заповедника «Беловежская пуща» мертвые деревья оставляют на месте и только в том случае, если они падают поперек дороги, их оттаскивают в сторону целиком или предварительно распилив на части. Несмотря на это, разрушители древесины и коры деревьев не переходят на растущие экземпляры, довольствуясь мертвыми стволами, лежащими на земле.

Птицы поедают хвою, почки деревьев и молодые побеги. В некоторых случаях они отдают предпочтение некоторым деревьям, например «больным», слегка подсохшим после пожара, и при этом иногда полностью очищают ветви этих деревьев от хвои, причиняя

им серьезный вред. Дятлы «кольцуют деревья» — пробивают в стволах дырки, расположенные по окружности ствола на одной высоте в виде кольца. Они кольцуют преимущественно березу, а также тополь, ольху, липу, дуб, бук, сливу, грушу, осину, клен, ель, сосну, пихту, кедр, лиственницу. Дырки, сделанные дятлами, очень часто становятся очагами развития паразитических грибов и бактерий, вызывающих гниение. Устройство дупел в стволах деревьев тоже способствует гниению, а иногда приводит к гибели дерева.

Значительно большее влияние на деревья и кустарники, чем птицы, оказывают млекопитающие.

Копытные животные круглый год питаются преимущественно подростом и ветвями взрослых деревьев, или, поедая летом главным образом травы, зимой переходят на питание веточным кормом. Так, например, на Кольском полуострове лось осенью объедает за сутки от 120 до 200 деревьев сосны, а зимой — от 60 до 100 (Новиков, 1953). В лесах Австрии 1 *га* здорового 65-летнего леса дает 586 $м^3$ древесины, а 1 *га* такого же леса, но повреждавшегося в течение более 30 лет оленями, дает всего 439 $м^3$, т. е. на $^1/_4$, или почти на 150 $м^3$, меньше.

Портят деревья олени, которые в период гона и во время чистки рогов трутся о деревья и многие из них ломают, а также медведи, сдирающие кору с деревьев когтями.

Зайцы у более толстых деревьев обгладывают кору, а у более тонких и у кустарников объедают и побеги.

Полевки и мыши зимой обгладывают кору молодых деревьев у корневой шейки, а водяная полевка — и под землей. Очень серьезные повреждения приречной древесной и кустарниковой растительности наносят бобры. На севере лесной зоны березняки, поврежденные бобрами, восстанавливаются не ранее чем через 80—100 лет.

Уничтожение подроста, кустарников и взрослых деревьев млекопитающими приводит к изменению состава леса. Так, в Центральной Якутии, где вырубки в лиственничных лесах возобновляются березой плосколистной (*Betula platyphylla*) и лиственницей даурской (*Larix dahurica*), многократное скусывание зайцами-беляками верхушек у подроста этих пород представляет массовое явление. Это не вызывает гибели деревцев, но приостанавливает их рост в высоту и вызывает искривления стволов. Массовые размножения беляка повторяются здесь в среднем один раз в 12 лет. Лиственница страдает от зайца преимущественно в возрасте от 6 до 20 лет. В этом опасном возрасте она обязательно повреждается раз или два очень сильно в годы пика численности беляка. Возраст берез, повреждаемых зайцами, обычно не превышает 10 лет. Поэтому на опасный для этой породы период может прийтись не более одного пика численности беляка, и иногда значительная часть молодых березок может избежать массовых повреждений. Поскольку подрост лиственницы страдает от беляков несравненно сильнее подроста березы, это способствует выходу березы в верхний ярус и образованию на вырубках вторичных березняков (Динесман, 1959).

Помимо уничтожения вегетативных частей растений кустарни-

ковых и древесных ярусов, животные нарушают нормальную репродукцию деревьев и кустарников. Они поедают цветочные почки, цветки, семена и плоды, пока они еще находятся на растениях, опавшие на землю плоды и семена, проростки деревьев и кустарников. Цветочные почки и молодые шишечки хвойных пород поедают белки, клесты, реже глухари и тетерева.

Белка использует обычно все семена, содержащиеся в сорванных ею шишках хвойных деревьев, большой пестрый дятел уничтожает семена на 70%, а клесты используют лишь 20—30% семян, содержащихся в шишках. Таким образом, клесты и в меньшей степени дятлы способствуют сохранению семян в шишках, которые они бросают на землю.

М. К. Ткаченко (1955) приводит данные, согласно которым 25 дятлов, обитающих на площади 100 *га*, могут, перелетая с места на место, в течение года уничтожить на площади сосновых боров 31000 *га* свыше 7000 *кг* семян сосны, т. е. количество, которого хватило бы для посева сосны на площади 3500 *га*.

В результате деятельности животных на землю попадает лишь ничтожная доля урожая семян, по-видимому, не более $^1/_3$.

На земле продолжается истребление упавших семян и плодов мелкими птицами и грызунами, отчасти землеройками. П. А. Положенцев (1939) считает, что самый высокий урожай сосны в Бузулукском бору, составляющий 100 семян на 1 $м^2$, может быть полностью уничтожен мышевидными грызунами при плотности населения всего 80 зверьков на 1 *га*. Как указывают Б. В. Образцов и Ф. Р. Штильмарк (1957), деятельность мелких грызунов в широколиственных лесах приводит к тому, что в некоторые годы урожай семян и плодов деревьев съедается полностью.

Обычно в годы высокого урожая семян и плодов создаются особенно благоприятные условия для размножения грызунов. Результат этого усиленного размножения сказывается на следующий год, когда численность грызунов достигает максимума. Однако урожаи плодов и семян обычно не повторяются два года подряд, поэтому год высокой численности грызунов совпадает с годом относительно низкого урожая плодов и семян и, естественно, в этот год семена и плоды деревьев грызуны поедают полностью. В результате в лесах не каждый год развиваются проростки лесообразующих пород и их подрост.

Кроме того, деятельность грызунов способствует смене древесных пород или возрастанию относительного обилия одних пород за счет других. Так, лучшее поедание грызунами желудей дуба по сравнению с семенами ясеня способствует смене дуба ясенем, происходящей в некоторых насаждениях. Точно так же грызуны, поедая семена клена остролистного хуже, чем семена других древесных пород, дают ему некоторое преимущество в борьбе за существование, и наоборот, полностью или очень сильно поедая семена ильмовых пород (которые осыпаются в мае-июне, когда нет свежих семян других древесных пород), уменьшают возможности их возоб-

новления. Такую же роль грызуны играют по отношению к липе, уничтожая ее семена, богатые жирами и белками.

Грызуны, а также некоторые птицы повреждают лесные культуры, в том числе те, которые впервые выращиваются в данном районе (пробковый дуб на Кавказе, уссурийская груша, даурская крушина, гледичия и другие растения в питомниках). При созда-

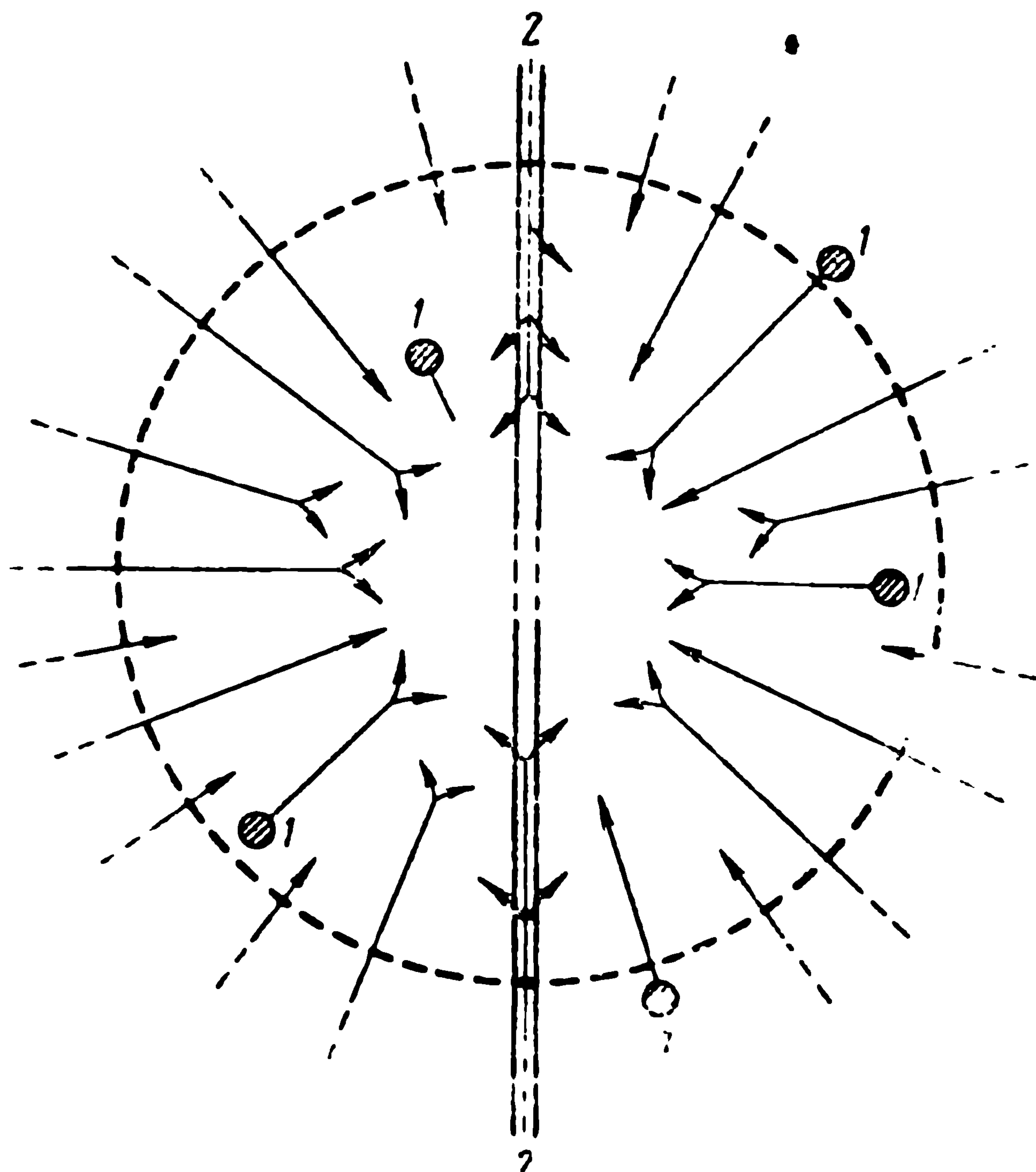


Рис. 96. Влияние кроликов на растительность верещатников (Callunetum) (по Ферроу):
1 — норы кролика, *2* — тропа

нии лесных защитных полос в степной зоне вредителями леса и потребителями семян деревьев оказались виды, ранее кормившиеся исключительно в степях, — суслики, тушканчики и другие зверьки. Эту пластичность животных в отношении кормов необходимо иметь в виду при разведении тех или иных пород в новых для них районах.

А. Тенсли (Tansley, 1965) указывает, что в Англии кролик оказывает сильное воздействие на растительность, превращая более сложные сообщества в более простые, например кустарниковые с вереском в травяные, травяные многовидовые в травяные с малым количеством видов, травяные в моховые. Он приводит данные, согласно которым в Англии вокруг нор кролика образуются биотические «зоны», связанные с разной степенью поедаемости домини-

рующих растений. Лучше других кролик поедает овсяницу овечью (*Festuca ovina*) и полевицу тонкую (*Agrostis tenuis*), затем следуют вереск обыкновенный (*Calluna vulgaris*), осока песчаная (*Carex arenaria*), папоротник-орляк (*Pteridium aquilinum*). Последний, как правило, кролики не поедают, а песчаную осоку поедают лишь при отсутствии другой пищи, поэтому она может разрастаться вокруг нор и замещать вереск, который подавляется постоянным подгрызанием. Сообщество полевицы и овсяницы, хотя и замещает вереск благодаря устойчивости к подгрызанию, однако не может конкурировать с более высокими песчаной осокой и папоротником-орляком, которые поэтому постоянно доминируют на пораженных кроликами участках. На рис. 96 показано изолированное пятно верещатника, окруженное (за пределами круга, нанесенного пунктиром) «злаковой пустошью» с господством полевицы и овсяницы, представляющей прежний верещатник с разбросанными подгрызенными стеблями вереска (*Calluna*). Пятно верещатника пересечено многочисленными тропинками кролика, поэтому лишь в центре (там, куда не проникают тропинки) сохранился нетронутый верещатник, а по периферии, на участке, пересеченном тропинками кроликов, наблюдается дегенерирующий верещатник. Норы кролика более часты вне верещатника, но некоторые располагаются в нем (рис. 97).

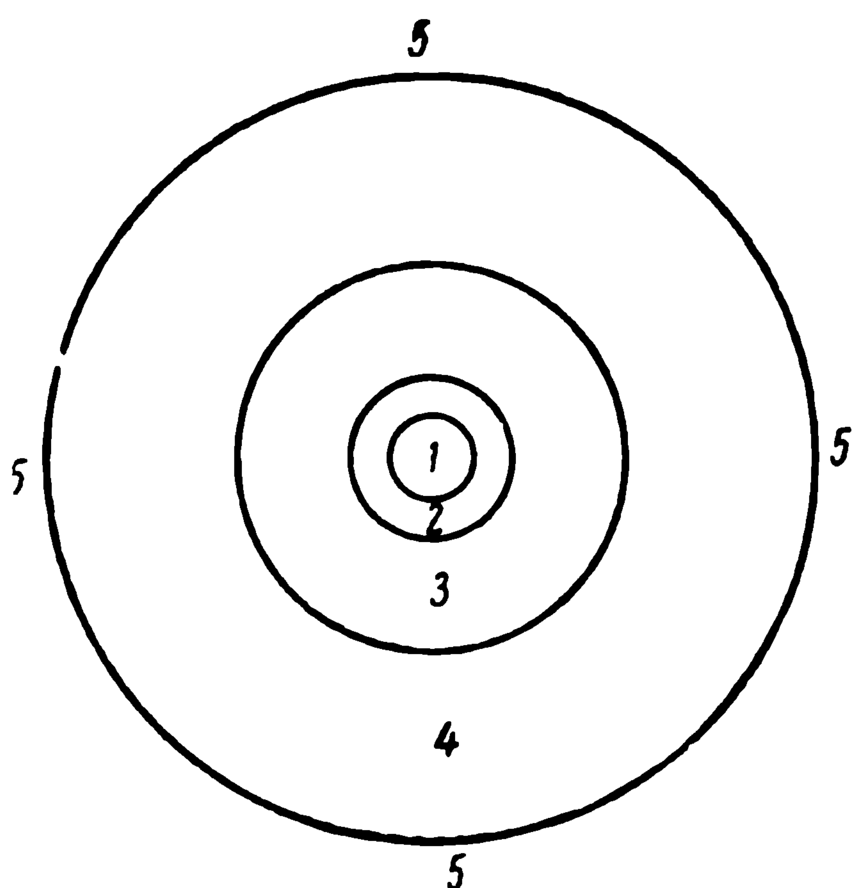


Рис. 97. «Зональность» растительности вокруг одиночной норы кролика (по Ферроу):

1 — нора, *2* — оголенная «зона», *3* — «зона» злаковой пустоши, *4* — «зона» песчаной осоки, *5* — «зона» вереска

В Англии на крутых меловых склонах северной экспозиции все цветковые растения могут быть уничтожены кроликом и смениться ковром из мхов рода *Hylocomium*. Если участок задерненных мелов, заселенный кроликами, защитить от действия этих животных, то в первую очередь можно наблюдать рост растений в высоту. За год-два высокорослые злаки и другие травы начинают преобладать над карликовыми подгрызенными растениями. Если по соседству есть заросли кустарников или лес, то растительность через стадию редких кустарников переходит в лесную стадию.

З о н а с т е п е й. В ксерофильных травяных фитоценозах подгрызают наземную растительную массу и уничтожают подземные части растений преимущественно насекомые, грызуны и копытные. Из насекомых, кроме упомянутой ранее молдавской огневки, особенно существенное воздействие на растительность оказывают многочисленные виды саранчовых, как стадные, так и нестадные. Из

грызунов — различные виды полевок, в меньшей степени представители семейства беличьих, а также кенгуровые крысы и некоторые другие виды. Из копытных в ксерофильных травянистых фитоценозах в настоящее время пасутся преимущественно домашние животные. Однако, как было показано И. К. Пачоским (1921 и др.), выпас диких животных всегда существовал в степях и имел различную степень интенсивности. По наблюдениям в Аскания-Нова, без выпаса отмершие листья компонентов растительного покрова покрывают толстым слоем поверхность почвы, затрудняя рост растений и накапливая влагу, в результате чего на смену типичной степной растительности постепенно приходят бурьянистые заросли более влаголюбивых растений. Зайцы в жизни растительности степей играют менее существенную роль, чем грызуны — полевки и беличьи, а также копытные.

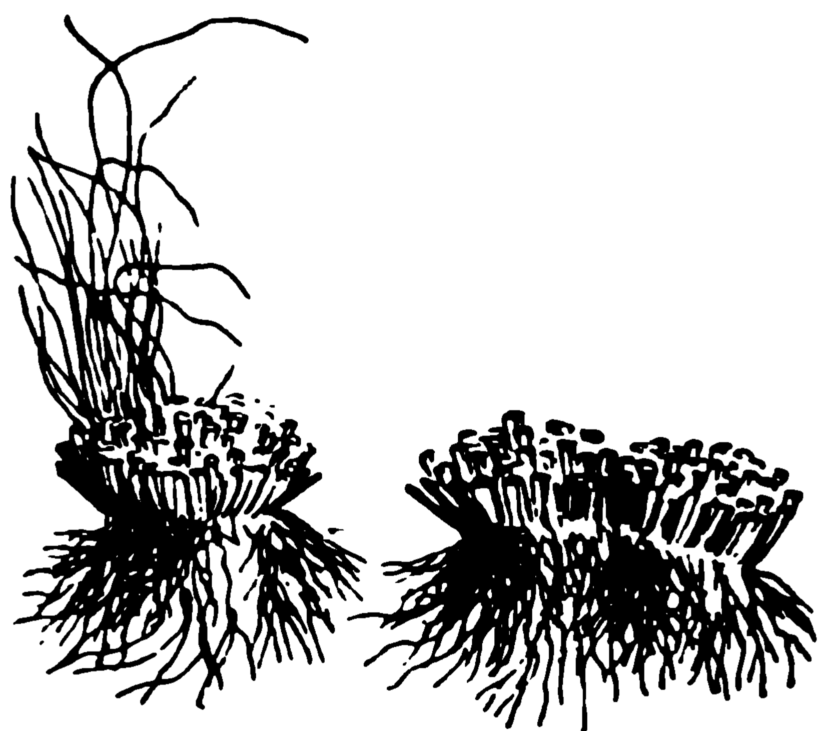


Рис. 98. Дерновинки типчака (*Festuca sulcata*), подгрызенные степной пеструшкой (по Формозову и Воронову)

Размеры воздействия животных на растительный покров могут быть весьма значительными. Так, в Актюбинских степях в 1933 г. при сравнительно малой численности (в среднем 123 степных пеструшки и единичные малые суслики на 1 *га*) грызуны уничтожили от 1,9 до 9,7 *ц* травы на 1 *га* в степях, где обычно урожай сена измеряется 0,9—2,8 *ц/га* в ковыльных ассоциациях, 8,5—13,1 — в злаково-разнотравных ассоциациях и 3,7—5,8 — в полынно-типчаковых ассоциациях (Формозов и Воронов, 1939). По данным Клементса и Голдсмита (Clements and Goldsmith, 1924), урожай травы в прериях на площадях, отгороженных от грызунов и от выпасаемого скота, по наблюдениям за три года, составлял 635,2 *г/м²*, на площадях, доступных только для грызунов, — 83,7 *г*, на площадях, доступных и для грызунов и для скота, — 33,0 *г*.

Вокруг колоний грызунов растительность нередко полностью или почти полностью уничтожена. Компоненты степного растительного покрова, подгрызенные зверьками, гибнут. На рис. 98 изображена дерновинка типчака (*Festuca sulcata*), подгрызенная степной пеструшкой (*Lagurus lagurus*). На рис. 99 дана схема покинутой зимней колонии степной пеструшки. Показаны дорожки, идущие от колонии к «выселкам». Границы участков с совершенно уничтоженной растительностью обозначены густым пунктиром; редкий пунктир ограничивает места, заметно пострадавшие от выгрызания. Черные точки — ходы в норы, кружки — мертвые дерновины злаков, штриховка — кучки сена, оставленные пеструшками. На рис. 100 приведены планы двух метровых площадок, на которых растения погрызены степной пеструшкой. Первая — в ассоциации *Stipa les-*

singiana — *Artemisia maritima* с четырьмя норами пеструшки (показаны черным). Дерновины ковыля (или части их), отмершие после объедания, покрыты точками. Не покрыты точками живые дерновины ковыля; их зеленая масса съедена на 30—90%. «Кустиками» обозначены полынь и *Ephedra distachya*, сильно поеденные пеструшками (30 мая 1933 г.).

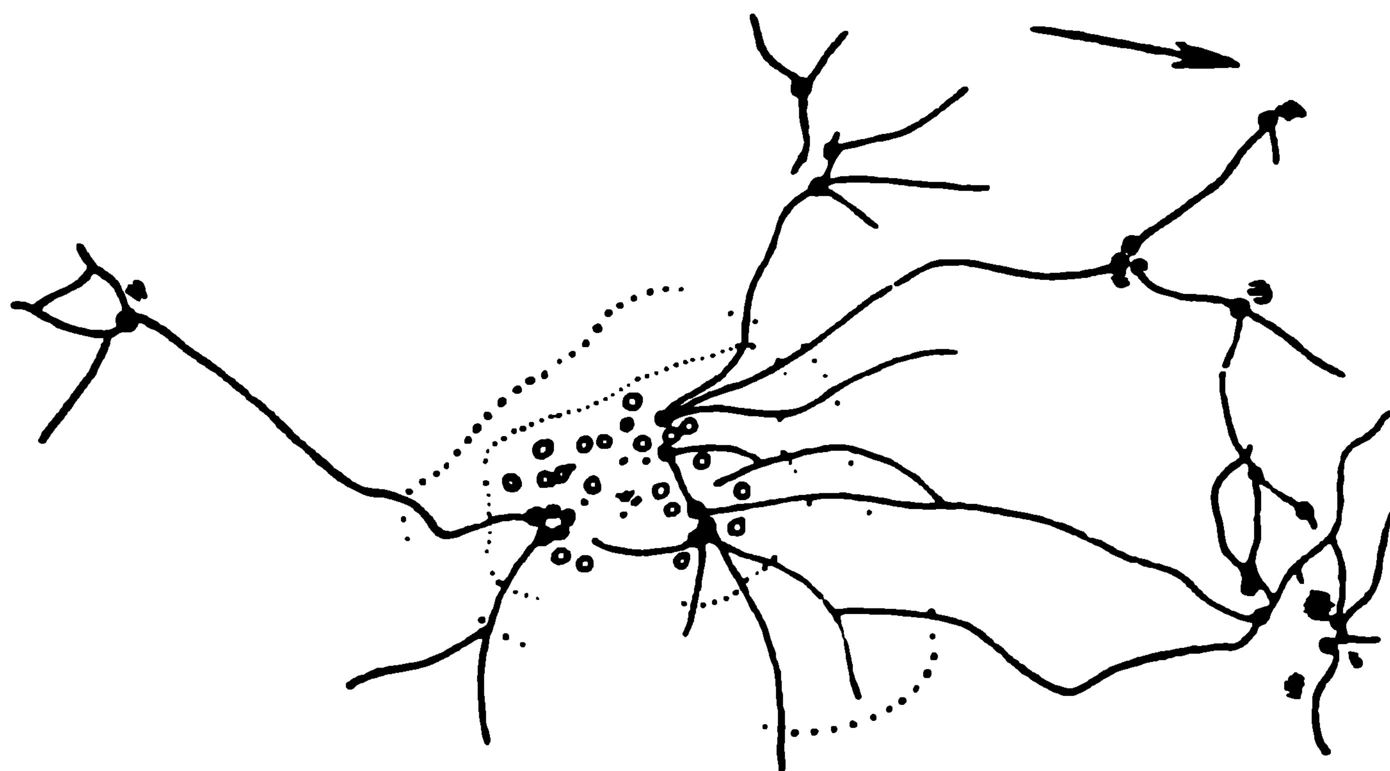


Рис. 99. Зимняя (покинутая) колония степной пеструшки в ассоциации *Festuca sulcata* — *Artemisia maritima* (по Формозову и Воронову)

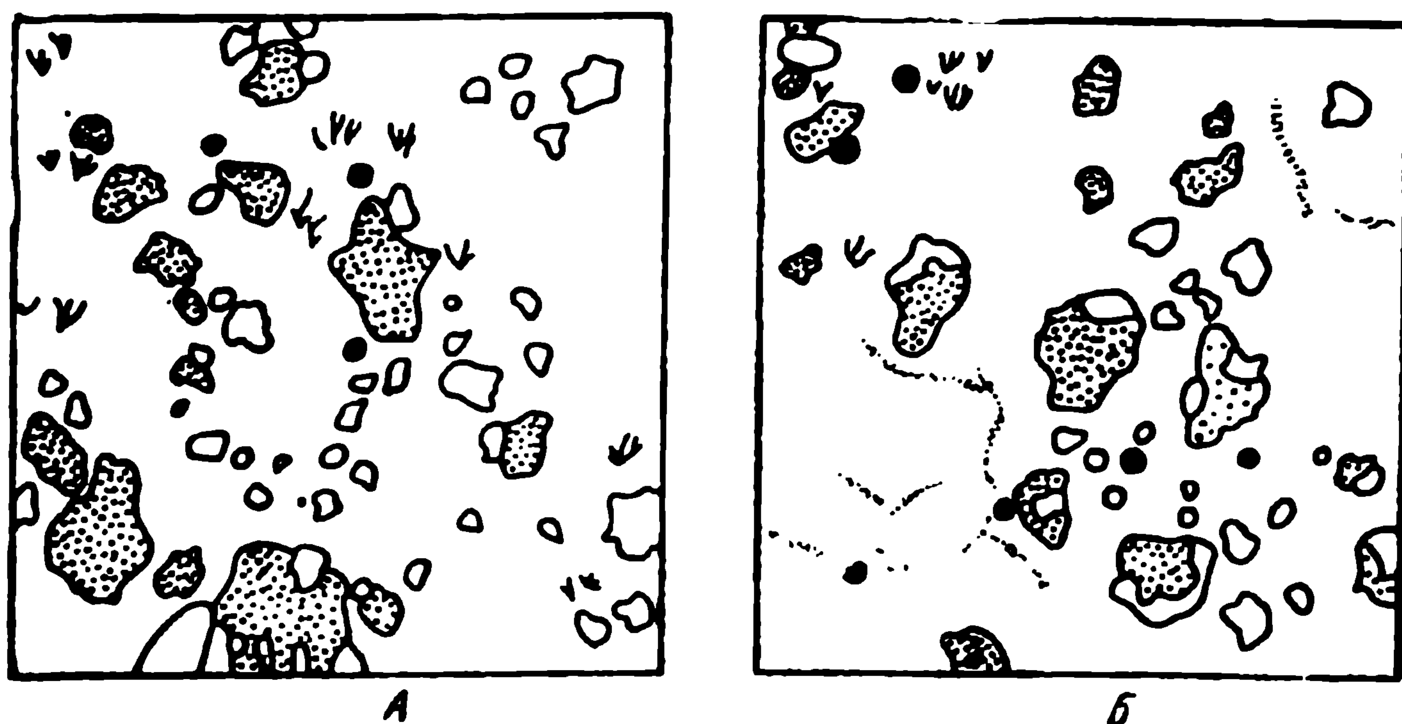


Рис. 100. Поедание растений степными пеструшками (по Формозову и Воронову)

Вторая площадка — в центре колонии пеструшек в ассоциации *Festuca sulcata* — *Artemisia maritima*. Видны пять входов в норы, большое количество отмерших дерновин типчака и трещины почвы. Зеленая масса живых дерновин поедена на 50—95%. В левом верхнем углу — *Artemisia maritima*, поеденная на 100% и частично

отмершая. На рис. 101 показаны различия в весе зеленой массы растений; наиболее низкий вес — в центре колонии степной пеструшки, более высокий — в стороне от нее.

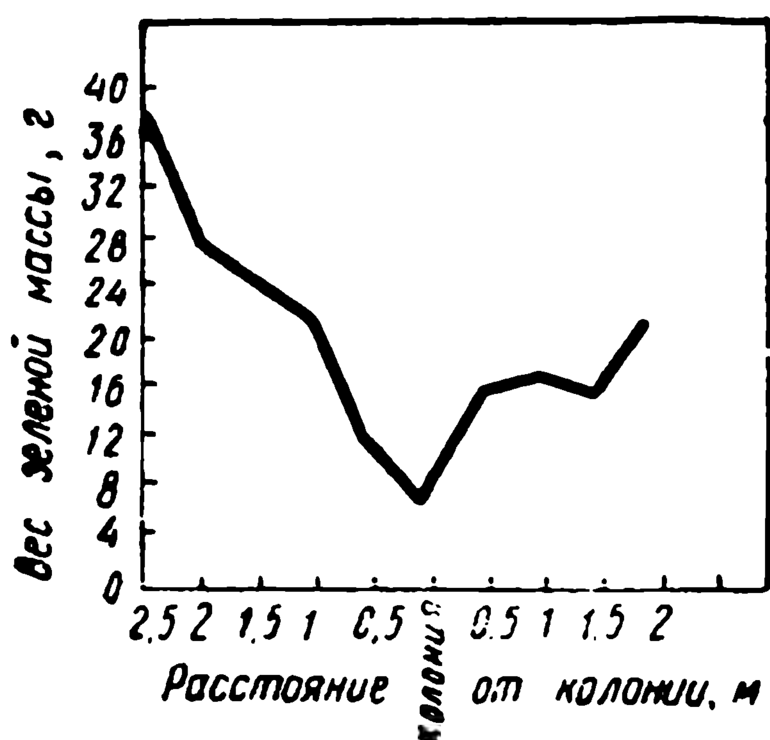


Рис. 101. Вес зеленой массы растений в граммах на площадках по 0,5 $м^2$ у колонии пеструшек и в стороне от нее; ассоциация *Stipa sareptana* — *Festuca sulcata* — *Artemisia maritima incana* (по Формозову и Воронову)

Таким образом, при высокой численности животных-эврифагов растительный покров степей может быть уничтожен на значительных пространствах почти полностью; при более низкой численности или при выборочном поедании отдельных видов растений животными повреждения от них не так очевидны.

Деятельность животных в травяных **фитоценозах** приводит к сменам растительного покрова. При этом сохраняются или **вселяются** виды, более устойчивые против погрызов, и исчезают виды менее устойчивые. На колониях грызунов нередко развиваются плохо поедаемые ими виды растений — полынь австрийская (*Artemisia austriaca*) и др.

По данным Ф. Клементса и Д. Голдсмита (Clements and Goldsmith, 1924), пырей сизый (*Agropyron glaucum*) хорошо выдерживает воздействие луговой собачки (*Cynomys gunnisoni zuniensis*) благодаря ползучим корневищам, а злак спороболус (*Sporobolus cryptandrus*) полностью исчезает. Эти же авторы указывают, что без защиты от зайцев и кенгуровой крысы (*Dipodomys*) злак грама Ротрока (*Bouteloua rothrockii*) дал укос на 20% меньший, чем при защите. Ценное пастбищное растение аристида калифорнийская (*Aristida californica*) вообще исчезла там, где были зайцы и грызуны, а малоценные злаки — аристида костровая (*A. bromoides*) и грама аристидовая (*Bouteloua aristidoides*) — были только на тех пробных площадках, которые подвергались воздействию грызунов (рис. 102).

Деятельность грызунов (Формозов и Воронов, 1935) и копытных животных (Келлер, 1923; Высоцкий, 1915) в степях приводит к смене менее ксерофильных растений более ксерофильными, к «опустынниванию» степей. Рис. 103 показывает, что выпас в начальной стадии оказывает некоторое положительное влияние на ковыли и способствует даже некоторому подавлению ими типчака; затем происходит подавление ковылей и возрастание роли типчака, и, наконец, резко уменьшается роль дерновинных злаков вообще, и господство переходит к полыни австрийской. Хотя в данном случае речь идет о выпасе домашних животных, нет основания сомневаться в том, что воздействие диких копытных имеет принципиально те же результаты.

Неоднократное подгрызание растений приводит к их усиленно-

му ветвлению и нередко объеденные растения приобретают стелющийся характер. Обгрызание мышевидными грызунами многолетних степных трав способствует сохранению на зиму значительно большей зеленой растительной массы по сравнению с неповрежденными растениями. То же бывает и в результате выпаса домашних и диких копытных животных (Воронов, 1950).

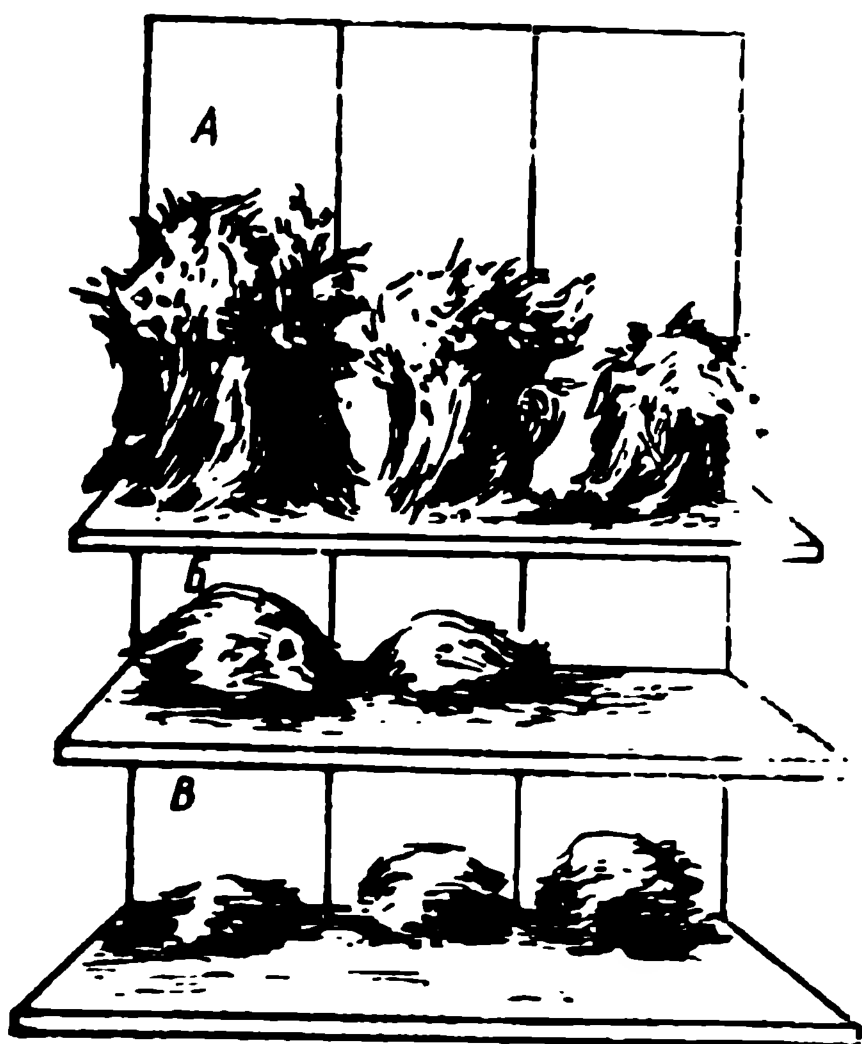


Рис. 102. Роль грызунов как конкурентов скота на пастбищах в Аризоне (по Кашкарову). Сено, собранное с 1 $м^2$ (слева направо): при полной защите от скота, зайцев, крупных грызунов; при защите только от скота; без всякой защиты: *А — Bouteloua; Б — Aristida; В* — сорняки

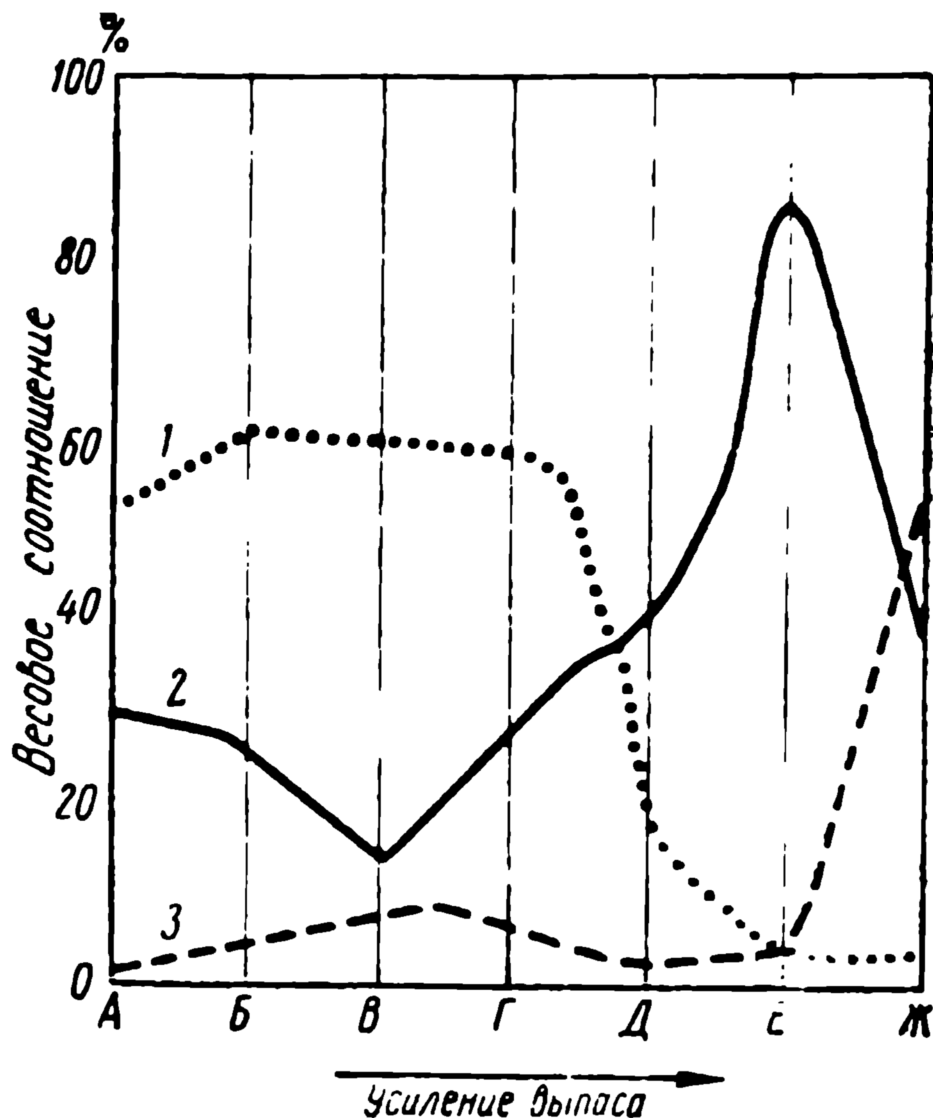


Рис. 103. Изменение роли (весовое отношение в %) главных видов ассоциации *Festuca sulcata — Stipae* с усилением выпаса (по Шалыту). По вертикальной оси — масса отдельных видов и групп в процентах от массы всех растений площадки; *А — Ж* — отдельные площадки, расположенные в порядке возрастания интенсивности выпаса:

1 — ковыли, *2* — типчак, *3* — полынь австрийская

Возможности семенной репродукции травянистых растений степей уменьшаются в результате скусывания животными верхушек стеблей и поедания семян и плодов.

Пустынная зона. В пустынях по сравнению со степями возрастает потребление животными семян в связи с тем, что здесь много кустарников и кустарничков с грубыми одревесневшими малосъедобными ветвями. Так, в период плодоношения черного саксаула большие песчанки в Восточных Каракумах уничтожают в среднем около половины урожая его плодов, а в местах с повышенной плотностью зверьков — 70—80%. Песчанки запасают в норах до 4—5 *кг* семян и плодов разных растений (в пересчете на 1 *га* — до 20 *кг*). В кормовом рационе мохноногого и гребнепалого тушканчиков преобладают семена, особенно видов семейства маревых. На-

ряду с плодами и семенами животные в значительном количестве уничтожают зеленую растительную массу. Желтый суслик в Джамбульском районе Казахской ССР уничтожает за день 150—200 *г* зеленого корма — до 3—4 *кг* зелени на 1 *га*. Несколько сот граммов зелени съедает в день степная черепаха. Численность этого животного достигает в пустынях 200 особей на 1 *га*, и наносимый им вред очень значителен.

Взбираясь на кусты черного саксаула, джузгуна (видов *Calligonum*) и других растений, большая песчанка и гребнепалый тушканчик объедают нередко все мелкие веточки и очень сильно сокращают плодоношение этих растений.

Выпас диких копытных животных (джейран и др.) оказывает на растительный покров пустынь то же действие, что и выпас домашних животных[1], вызывая «остепнение» пустынь, эфемеризацию растительности и возрастание количества несъедобных растений, например адраспана (*Peganum harmala*) на пастбищах (Ротшильд, 1968).

Подгрызание и вытаптывание трав в песчаных пустынях приводит к образованию оголенных участков, так называемых язв дефляции — будущих очагов развевания песка.

Леса субтропической и тропической зон. Во влажных лесах этих зон жизнь почти всех животных сосредоточена в кронах деревьев. Даже представители групп, виды которых в других областях живут в норах и кормятся преимущественно на поверхности почвы (крысы и др.), обитают здесь в дуплах. Листья деревьев здесь часто очень сильно объедены и от них сохраняются только черешки или жилки. Насекомые, птицы и млекопитающие поедают плоды и семена деревьев, еще не опавшие на землю. Из копытных потребителями трав (из которых далеко не все съедобны) и подроста деревьев являются олени, дикие свиньи, а в близких к экватору районах — оленьки, агути и др. Там, где в тропических лесах обитают слоны, дикие копытные могут использовать в качестве источника пищи все ярусы растительности вплоть до вершин деревьев, поскольку слоны часто валят деревья на землю, а сами объедают их плохо (Насимович, 1970).

ИЗМЕНЕНИЯ ПОЧВЫ ПОД ВЛИЯНИЕМ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ ЖИВОТНЫХ И ВЛИЯНИЕ ЭТИХ ИЗМЕНЕНИЙ НА РАСТИТЕЛЬНЫЙ ПОКРОВ

Основные пути воздействия животных на почву, а через изменение почвы — на растительность, следующие (Воронов, 1950, 1954):

[1] В тех случаях, когда в сообществе (пустыни, саванны, полупустыни) встречается значительное число видов диких копытных животных, они используют растительность более полно, чем одно- или немноговидовые стада домашних копытных; зачастую они поедают многие растения, совершенно не поедаемые скотом (Насимович, 1970).

1. Обогащение почвы органическими веществами за счет экскрементов, мочи, трупов, остатков пищи, а в некоторых случаях — неиспользованных запасов пищи и покинутых подземных и наземных гнезд.

2. Изменение минерального состава почвы путем выноса на поверхность более или менее глубоко залегающих почвенных и подпочвенных частиц, а также путем внесения в почву минеральных продуктов обмена — солей и других химических соединений и частично при минерализации трупов животных.

3. Изменение физического сложения почвы, в частности ее разрыхление, изменение структуры, облегчение проникновения воздуха и воды в почву, уменьшение капиллярности и пр.

4. Создание нанорельефа и микрорельефа путем выбрасывания кучек земли на поверхность, что приводит к очень существенным последствиям, так как изменяет условия поверхностного стока, промачивания почвы, ее нагревания и пр.

5. Содействие эрозии путем разрыхления почвы и разрушения связного растительного покрова, в результате чего почва смывается дождевыми водами (особенно интенсивно в горных странах) и выдувается ветром (особенно интенсивно в сухих степях и пустынях, на почвах легкого механического состава).

6. Содействие просачиванию воды из каналов и водохранилищ, а иногда и прорыву дамб водой при устройстве сквозных нор.

Из животных, преобразующих почвы, одни всю жизнь проводят в почве, другие большую или меньшую часть жизни на поверхности, а часть — в почве, третьи — всю жизнь на поверхности и действуют на почву извне, сверху.

Из беспозвоночных особенно существенно воздействуют на почвы дождевые черви, муравьи и термиты, из позвоночных — грызуны и некоторые насекомоядные своей роющей деятельностью, а копытные — удобрением и вытаптыванием почвы.

Зона тундры. Выбросы из нор грызунов по химическому составу мало отличаются от почв прилежащих участков, но хорошо дренированы и свободны от растительного покрова. На них поселяются растения, обычно свойственные голым пятнам пятнистой тундры: сердечник маргаритковый (*Cardamine bellidifolia*), виды крупки (*Draba*), паррия голостебельная (*Parrya nudicaulis*), овсяница коротколистная (*Festuca brevifolia*), кипрей арктический (*Epilobium arcticum*), лисохвост альпийский (*Alopecurus alpinus*), ситник двухчешуйный (*Juncus biglumis*) и др. (Тихомиров, 1959). Такие участки, своего рода миниатюрные «оазисы», существуют всего несколько лет, после чего их сменяет коренная растительность тундры. Видимо, сходно с этим влияние на почвы и растительность роющей деятельности песцов и лисиц. Как указывает В. А. Гаврилюк (1966), на Чукотке деятельность землероев способствует возникновению своеобразных сообществ растений, в которых во многих случаях аккумулируются редкие виды, преимущественно бореального происхождения, находящие на выбросах наиболее благоприятные условия. Таковы, например, папоротник

ботрихиум (*Botrychium boreale*), мерингия (*Moehringia lateriflora*), хаменериклименум (*Chamaenericlymenum suecicum*, встречен в значительном количестве лишь возле сусликовин), анемона (*Anemone richardsonii*, зоохор).

Существенное воздействие на растительность оказывают птицы в местах массовых гнездовий, особенно возле «птичьих базаров» — поселений птиц на скалах прибрежий в тундре, реже в лесной зоне. А. Тенсли (Tansley, 1965) указывает, что под птичьими базарами скапливаются огромные количества экскрементов и твердой мочи. Почва становится настолько богатой органическим азотом, что те немногие виды, которые могут существовать в этих условиях, развиваются очень хорошо. Это ложечная трава (*Cochlearia officinalis*) в Скандинавии и дрема двудомная (*Melandrium dioicum*), мятлик однолетний (*Poa annua*) и крапива двудомная (*Urtica dioica*) в заливе Фёрт оф Клайд (Шотландия).

Лесная зона умеренного пояса. В лесных фитоценозах роющие животные, прежде всего крот, обрывают корни молодых деревьев, иссушают почву. На выбросах из нор крота наблюдаются смены растительности. На второй год существования ранее почти не заросшие кротовины покрывают мхи; на них развивается также крапива. Через три года в растительном покрове кротовин начинают преобладать рыхлодерновинные злаки. Период их господства продолжается 20—25 лет. Таким образом, деятельность крота способствует внедрению в лес луговых растений (Н. П. Воронов, 1958). По наблюдениям Л. Г Тихомировой (1967), количество выбросов крота и их размеры неодинаковы в различных типах леса и соответственно различен ход зарастания. Так, в кисличноснытевом ельнике, где выбросов мало и размеры их невелики, на них сначала поселяются цветковые растения — кислица (*Oxalis acetosella*), сныть (*Aegopodium podagraria*), зеленчук (*Galeobdolon luteum*), костяника (*Rubus saxatilis*), лишь на 3—4-летних выбросах появляется мох *Atrichum undulatum*, образующий чистую синузию, сохраняющуюся в течение всего последующего существования выброса (до 15—17 лет). В елово-широколиственных лесах Подмосковья выбросы крота играют важную роль в формировании мохового покрова, который в большинстве типов этих лесов не выражен как ярус, а представлен отдельными пятнами. Такие мхи, как *Pleuridium subulatum*, *Fissidens exiguus*, *Schistostega pennata*, *Atrichum tenellum*, приурочены только к выбросам крота. Особенно агрессивен и жизнеспособен обильно спороносящий *Atrichum undulatum*. Из цветковых растений одни — осоки волосистая, пальчатая (*Carex pilosa*, *C. digitata*), лютик кашубский (*Ranunculus cassubicus*), ландыш (*Convallaria majalis*) — преимущественно корневищные растения, хорошо переносят засыпание, и их молодые побеги легко пробивают слой выброса до 7—9 *см*; другие — звездчатка жестколистная (*Stellaria holostea*), фиалка удивительная (*Viola mirabilis*), зеленчук (*Galeobdolon luteum*) — не переносят засыпания и восстанавливаются на выбросах только при помощи семян, причем впоследствии всходы после исчерпания запаса питательных ве-

ществ в семенах погибают; третьи — копытень (*Asarum europaeum*), сныть (*Aegopodium podagraria*), майник (*Majanthemum bifolium*), грушанка круглолистная (*Pyrola rotundifolia*) и многие другие — на выбросах не восстанавливаются. По Н. П. Воронову (1958), роющая деятельность млекопитающих в лесу способствует аккумуляции гумуса, а также прорастанию семян древесных растений. По данным же Л. Г Тихомировой (1967), огромное количество всходов осины, появляющихся на выбросах в семенные годы (до 150 экз. на 1 *дм*²), постепенно погибает из-за недостатка питательных веществ, накопление же гумуса за счет разложения мхов лишь к 8—10-му году существования выбросов приводит к его восстановлению в количествах, близких к содержанию гумуса в не нарушенных роющей деятельностью почвах (Абатуров, Бязрова, 1967; Абатуров, Карпачевский, 1965). А к этому времени моховой покров настолько развит, что препятствует массовому появлению проростков деревьев.

На лугах лесной зоны выбросы из нор крота на первом году покрываются растениями с широкими листьями, на втором и третьем году — злаками, преимущественно дерновинными (Grulich, 1958).

В широколиственно-еловых лесах Подмосковья процент площади, занятой выбросами крота, колеблется от 20—25 до 45—47. Максимальное количество земли — до 13 *т/га* — выбрасывается в чистых липняках (Абатуров, Карпачевский, 1965). На лугах размеры роющей деятельности крота еще выше. Масса его выбросов, по данным И. Грулиха (Grulich, 1959), составляет в среднем 50—60 *т/га*.

По наблюдениям М. Джилхема (Gillham, 1956), на островах Пембрукшир (Англия) вытаптывание почвы и растительного покрова на колониях птиц и млекопитающих ограничивает число видов и благоприятствует низкорослым растениям, или гемикриптофитам. В сочетании с перерыванием почвы и удобрением ее оно особенно заметно на колониях тупиков, на участках обитания кроликов и в овечьих загонах. Несколько слабее вытаптывание на тропах, прокладываемых животными, где произрастают полевица (*Agrostis tenuis*), подорожник (*Plantago coronopus*), овсяница красная (*Festuca rubra*), мятлик однолетний (*Poa annua*). Обилие нор способствует развитию видов с глубокими корневыми системами, устойчивых к подгрызанию: щавеля кислого (*Rumex acetosa*), щавелька (*R. acetosella*), армерии (*Armeria maritima*). Роющая деятельность продолжается весь вегетационный период и вызывает огромное число вторичных сукцессий растительности, охватывающих небольшие участки.

Огромная роль дождевых червей в преобразовании почв лесной зоны была отмечена еще Ч Дарвином (1882). Он показал, что черви, пропуская почвенные частицы через пищеварительный тракт, способствуют равномерному распределению органического вещества во всем слое почвы, а затаскивая с поверхности листья, обогащают ее гумусом. Ежегодно черви выносят на поверхность значи-

тельное количество почвенных частиц, в отдельных случаях составляющих слой до 0,5 *см* толщиной.

На лугах лесной зоны существенную роль в преобразовании растительного покрова играют помимо дождевых червей муравьи и некоторые млекопитающие, особенно кроты и полевки. Черные муравьи (*Lasius niger*) в среднем на 1 *га* выбрасывают 1,02 *м*³ почвы, их холмики иногда занимают до 0,35% поверхности. На них хорошо сохраняются корневищные злаки и двудольные растения, к которым присоединяются растения, вырастающие из семян, притаскиваемых сюда муравьями: истод хохлатый (*Polygala comosa*), лапчатка тюрингенская (*Potentilla thuringiaca*), будра плющевидная (*Glechoma hederacea*), вероника дубровка (*Veronica chamaedrys*) и др. (Таскаева, 1948).

Степная и полупустынная зоны. Роющая деятельность животных в степной и полупустынной зонах особенно значительна. По данным Н. А. Димо (1903—1904), муравьи-минеры в Волгоградской области за 8—10 лет перекапывают весь поверхностный слой почвы. На солонцах близ Омска муравьи просверливают столбчатые отдельности солонцов и способствуют их разрушению (Баранов и Горшенин, 1927). В результате этого на муравейниках поселяются менее солеустойчивые виды растений, чем те, что обитают на солонцах вокруг муравейников.

Как указывают Д. М. Берман, И. Ф. Кузьмин, Л. Г. Тихомирова (1966), в степях Тувы роющая деятельность муравьев (преимущественно *Formica guttatus*) охватывает буквально каждый квадратный метр территории, и суммарная площадь выбросов из их норок достигает в келериевых степях 500 *м*² на 1 *га* (5% от общей площади).

Ориентировочно, с заведомым занижением (поскольку мелкие песчанистые и пылеватые частицы, образующие выбросы из муравьиных ходов, легко уносятся ветром), объем выносимой муравьями на поверхность почвы колеблется от 1,6 в караганово-злаковой степи до 3,7 *м*³/*га* в ковыльной степи. Интересно отметить, что объем почвы, выбрасываемой муравьями, в 2—10 раз превышает объем почвы, выбрасываемой даурской пищухой, колеблющийся в различных сообществах степей от 0,26 до 0,6 *м*³/*га*.

Деятельность грызунов приводит к возникновению комплексности и мозаичности растительного покрова (Лавренко, 1952).

Колонии полевок, норы которых располагаются в поверхностных горизонтах почвы, зарастают одно- и двулетними бурьянистыми растениями; нередко здесь на хорошо удобренной и разрыхленной почве увеличиваются размеры и средний вес растений по сравнению с их размерами и весом в неперерытых участках степных фитоценозов. Так, на колониях степной пеструшки в Ростовской области средний вес стебля липучки обыкновенной (*Lappula echinata*) достигал 0,5 *г* против 0,15 *г* вне колоний, а средняя высота стебля полыни австрийской (*Artemisia austriaca*) составляла 13,0 *см* на колонии против 6,8 *см* вне колонии. На колониях даурской пищухи (Берман, Кузьмин, Тихомирова, 1966) надземная масса растений

составляет в среднем 113 *г* на 1 *м*², а вне колоний — 20 *г* на 1 *м*². Е. М. Лавренко и А. А. Юнатов (1952) указывают, что в Монголии полевка Брандта на огромных пространствах степей создает залежный режим. По наблюдениям Л. Н. Тюлиной (1928), в Аскания-Нова обыкновенная полевка, поселяясь на залежах, задерживает процесс восстановления растительности и препятствует переходу бурьянистой стадии залежи в следующую стадию, характеризующуюся господством корневищных злаков.

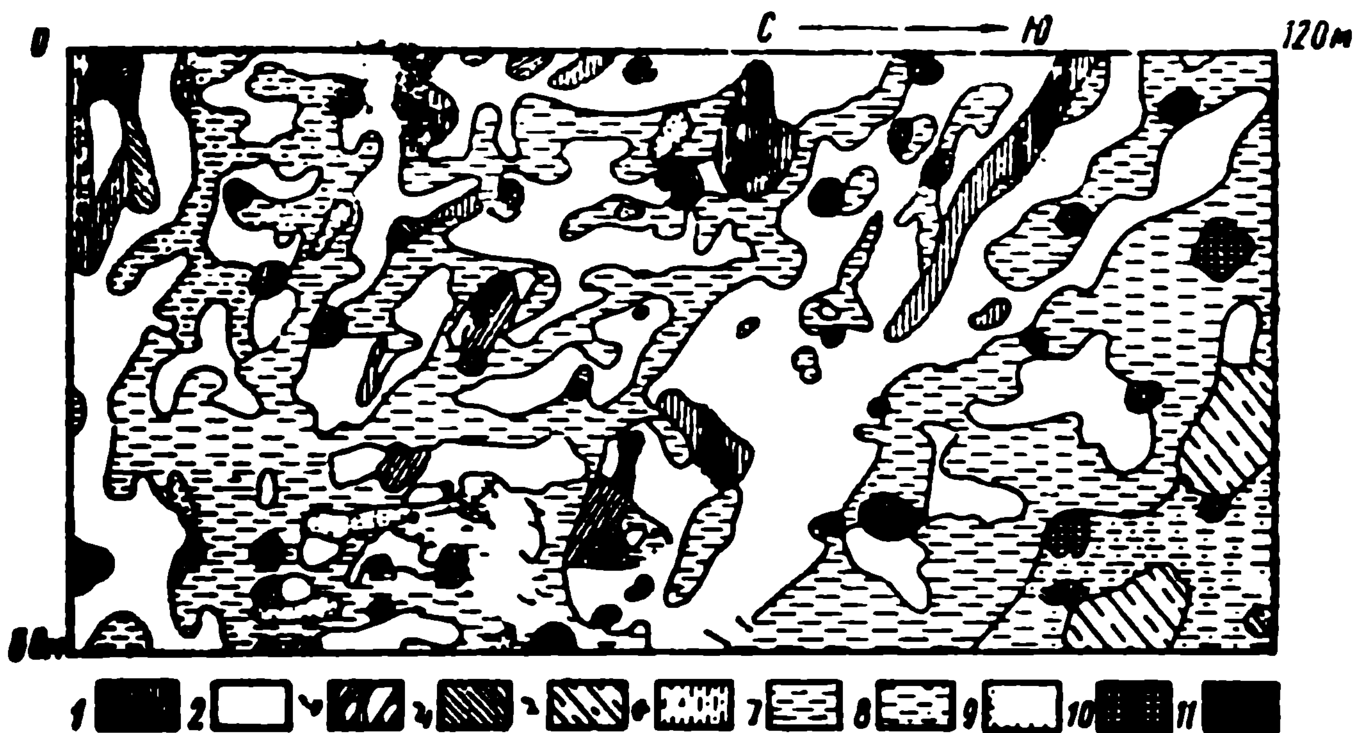


Рис. 104. Микрокомплексность, связанная с микрорельефом и деятельностью сусликов. Ергеня, верховья балки системы Аршань-Зельмень, Волгоградская обл. (по Зворыкиной)

Суслики, сурки и сходные с ними животные, выбрасывающие на поверхность почвенные и подпочвенные частицы из глубоких горизонтов, способствуют возникновению микрорельефа и образованию стойкой комплексности растительного покрова и почв. Там, где эти зверьки выбрасывают на поверхность засоленную подпочву, на их холмиках поселяются галофиты, а там, где подпочву, богатую гипсом или карбонатом кальция, они вызывают мелиорацию солонцов, и на выбросах поселяются менее солеустойчивые растения, чем между ними. Кроме того, часто в понижениях между выбросами накапливается снег, стекает дождевая вода, поэтому понижения лучше промываются и их почва опресняется. Одновременно происходит капиллярное подтягивание солей в почву выбросов, в результате чего может возникнуть их вторичное засоление. Комплексность, созданная деятельностью сусликов в Ергенях, показана на рис. 104. Растительные сообщества распределяются по элементам микрорельефа следующим образом: *1* — ассоциация *Festuca sulcata* + *Stipa capillata* (+ *Pyrethrum achilleifolium* + *Artemisia austriaca*) в ложбинах 5—15 *см* глубиной, на светлокаштановой почве; *2* — ассоциация *Festuca sulcata* + *Pyrethrum achilleifolium* + *Stipa lessingiana* (+ *Artemisia incana*) на микроплакорах со светлокаштановой почвой; *3* — ассоциация *Poa bulbosa* + *Agropy-*

ron ramosum (+ *Pyrethrum achilleifolium*) в крайне незначительных понижениях до 5 *см* глубиной, на маломощной солонцеватой светлокаштановой почве; *4* — ассоциация *Agropyron desertorum* + + *Pyrethrum achilleifolium* + *Kochia prostrata* (+ *Festuca sulcata*) в очень слабых понижениях 5—10 *см* глубиной или на едва заметных повышениях среди плоских пятен солонцов, на солонцеватой

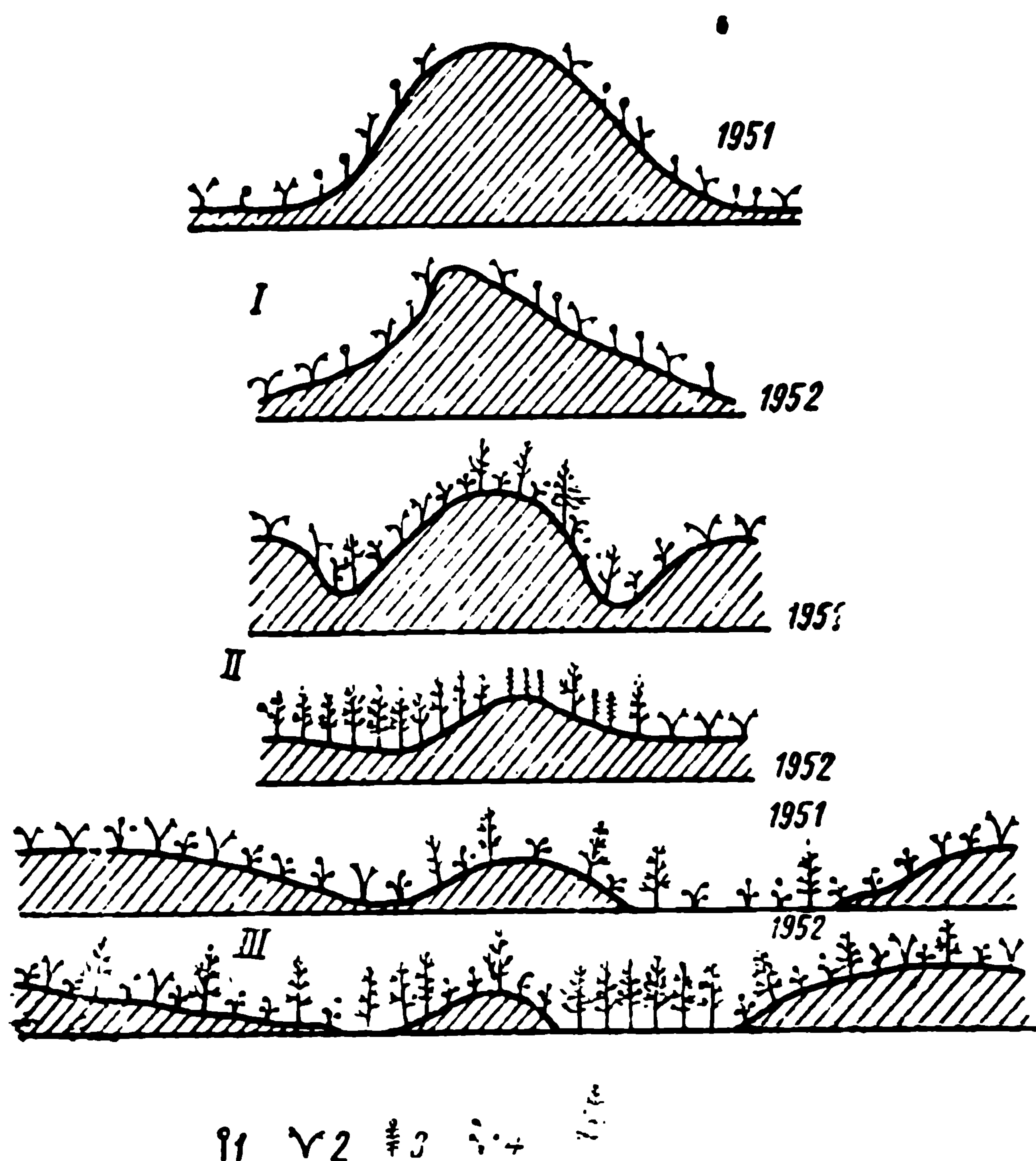


Рис. 105. Изменение формы сусликовин и растительности на них (по Формозову, Ходашевой и Голову). *I* — жилая сусликовина, *II* — недавно брошенная, *III* — старая:

1 — эфемеры, *2* — черная полынь (*Artemisia pauciflora*), *3* — полынок (*A. austriaca*), *4* — ромашник (*Pyrethrum achilleifolium*), *5* — житняк (*Agropyron cristatum*); горизонтальный и вертикальный масштаб 1 : 10

светлокаштановой почве; *5* — ассоциация *Agropyron desertorum* + + *Kochia prostrata* + *Artemisia pauciflora* (+ *Artemisia incana*) в слабо намеченных понижениях, на смытой солонцеватой светлокаштановой почве; *6* — ассоциация *Kochia prostrata* + *Agropyron desertorum* (+ *Festuca sulcata* + *Artemisia pauciflora*) в слабо намеченных понижениях, на корково-столбчатом солонце; *7* — ассоциация *Artemisia pauciflora* + *Kochia prostrata* в плоских понижениях до 10—15 *см* глубиной, на корково-столбчатом солонце; *8* — ассоциация *Artemisia pauciflora* + *Camphorosma monspeliacum* в тех же условиях, что и предыдущая ассоциация; *9* — мелкие

участки такыров, лишенные растительности; *10* — сусликовины с преобладанием *Artemisia pauciflora; 11* — сусликовины с преобладанием *Agropyron desertorum* и *Festuca sulcata*.

Отверстия нор суслика, накапливая снег, быстро размываются талыми водами, поэтому на месте выброса из норы суслика в северо-восточном Прикаспии постепенно образуется западина (рис. 105), как это было показано А. Н. Формозовым, К. С. Ходашевой и Б. А. Головым (1954).

Как указывают С. В. Головенко, Н. А. Егорова, Н. П. Осадчая (1964), в условиях луговых и особенно лугово-степных солонцовых комплексов сухостепной зоны Тургайской столовой страны землерои выступают как мелиораторы почв, например суслик малый. Поселяющиеся на заброшенных сусликовинах мелкие, но более многочисленные грызуны-землерои, постепенно расширяя площадь своей деятельности и разрыхляя верхние горизонты солонцов, окружающих сусликовины, подготавливают благоприятные условия для поселения на них степных видов растений-мелиораторов. В результате совместного действия грызунов и растений-мелиораторов уменьшаются площади солонцовых компонентов лугово-степных комплексов за счет возрастания площадей развивающихся на их месте лугово-каштановых солонцеватых почв. «Приемы» мелиорации солонцов землероями — разрыхление солонцового горизонта и засыпка поверхности мелкоземом подсолонцовых горизонтов.

Таким образом, грызуны в степях и полупустынях играют огромную роль в создании как положительных, так и отрицательных форм микрорельефа, в образовании комплексности растительного покрова и почв, в изменении условий существования различных видов. С деятельностью землероев до появления человека были связаны местообитания сорных растений.

Зона пустынь. Термиты в пустынях Средней Азии аэрируют почву, дренируют ее, меняют ее температурный режим и принимают участие в образовании солончаков, выносят на поверхность богатые легкорастворимыми солями слои почвы. В Голодной степи на холмиках, образованных термитами, в сухие годы раньше всего погибает весенняя растительность (Димо, 1916).

Среди грызунов большая песчанка оказывает наибольшее действие на растительность пустыни (Ротшильд, 1968). Травяной покров вокруг ее нор сильно изрежен, особенно на глинистых почвах и рыхлых песках, сильно страдают многие полукустарнички и многолетники. С другой стороны, на взрыхленном песке у нор песчанок часто растут псаммофильные деревья — белый саксаул и кустарники — джузгуны, терескен, более многочисленные, чем на задернованных пылеватых песках, что, возможно, связано с лучшим сохранением в этой рыхлой почве влаги. Разрастаются здесь многие лилейные, временно улучшаются условия существования для песчаной осоки. По мере накопления в почве органических веществ здесь становится больше однолетников. На молодых колониях со слабоперерытой песчаной и супесчаной почвой сначала поселяются полусорные виды — липучка, арнебия, нонея, солянка Паульсена,

горанниновия, эбелек. Старые колонии постепенно зарастают типичными околоноровыми растениями-сорняками — кохией Шренка, диморфной лебедой, крошечной беленой на песках и супесях, сферической лебедой, многолистной солянкой на глинах.

В сухие годы деятельность песчанок способствует развеванию песков (Ротшильд, 1968).

Большое внимание на растительность пустыни оказывает выпас домашних животных (Ротшильд, 1968). Растительность приобретает менее ксероморфный характер. На сбоях у стойбищ, колодцев, аулов распространяются сорняки, в том числе однолетники и полукустарнички. На толщах навоза преобладают сочные галоморфные растения — сведа Липского, крошечная белена, татарская лебеда, диморфная лебеда и др.

Тропические и субтропические леса. В тропических и субтропических лесах термиты не только перерывают почву и перемешивают ее с измельченными органическими частицами (пережеванной ими древесиной), но и поднимают почвенные частицы на стволы деревьев. По нашим наблюдениям (Воронов, 1960), термиты устраивают из почвенных частиц (весьма близких по своему химическому составу к почвам горизонта A_1, но несколько обогащенных гумусом) коридоры, ведущие от поверхности почвы вверх, по стволам деревьев на несколько метров. Количество деревьев с такими коридорами в разных ассоциациях субтропических лесов составляет от 21,7 до 34,1% общего числа деревьев. Вес поднимаемых почвенных частиц колеблется от 95,6 до 347,5 *кг* на 1 *га*. Коридоры термитов часто приурочены к ползущим по стволам деревьев стеблям лиан или к дерновинкам эпифитных мхов, поэтому почва, поднимаемая на стволы термитами, дает дополнительное питание лианам, цепляющимся за кору придаточными корнями, а также эпифитным мхам.

Муравьи затаскивают на стволы деревьев большое количество органических остатков. Устраивая гнезда среди корней так называемых гнездовых эпифитов, муравьи способствуют накоплению гумуса в почве под этими эпифитами (количество гумуса достигает здесь более 40%) и тем самым улучшают условия их существования.

Горные страны. Деятельность грызунов (водяная полевка, кустарниковая полевка, прометеева мышь и др.) в горных странах приводит к образованию борозд и канав, вдоль которых сползают вниз целые пласты плодородной почвы вместе с растительным покровом, оставляя на месте каменистую и щебнистую подпочву.

Выбрасываемая зимой грызунами из нор в их подснежные ходы почва образует весной на поверхности почвы высокогорных лугов «земляные колбасы», занимающие до $^1/_5$—$^1/_4$ всей поверхности, впоследствии частично смываемые (Воронов, 1963). Выбросы из нор сусликов, слабо задернованные, могут на склонах гор стать очагами развития эрозионных борозд (Воронов, 1936).

Интразональные сообщества. В таких сообществах животные также оказывают заметное влияние на растительный по-

кров через изменение почвенных условий. Здесь особенно заметна строительная деятельность бобров. Воздвигая плотины на ручьях, бобры вызывают подъем воды и заболачивание прилежащих к пруду, образовавшемуся выше плотины, территорий.

ЗАЩИТА РАСТЕНИЙ ОТ ВРАГОВ ЖИВОТНЫМИ

Во всех биоценозах обитают животные, которые, будучи хищниками или паразитами, защищают растения от их врагов. Их роль в жизни биоценозов очень велика. К этим защитникам растений относятся хищники и насекомоядные животные, уничтожающие вредителей, а также ряд паразитических насекомых. Если насекомоядные птицы и некоторые другие хищники активнее воздействуют на популяцию вредителей при увеличении их численности, но снижают активность нападения при резком падении или очень резком возрастании численности, то паразитические насекомые максимально заражают вредителей уже в период снижения их численности. Стадии развития вредных насекомых, в наибольшей степени доступные воздействию хищников (насекомых и птиц), в наименьшей степени страдают от паразитических насекомых. При массовом размножении непарного шелкопряда и зимней пяденицы птицы уничтожали 40—50% гусениц, выбирая здоровых. Насекомые-энтомофаги уничтожают непарного шелкопряда в основном в стадии яйца (до 43%) и куколки (до 80%). В очагах размножения златогузки птицы (преимущественно синицы) уничтожают около 70% зимующих гусениц, которые на 2—5% заражены паразитическими насекомыми. В период же развития вредителей лишь немногие птицы (кукушка, иволга, большая синица) уничтожают соответственно до 30% гусениц и до 70% куколок, которые в эти периоды сильно заражены паразитическими насекомыми. Локальные очаги листогрызущих вредителей обычно подавляются их врагами на второй— третий год существования. Птицы снижают численность насекомых на 40—75% (в 1,5—3 раза) (Королькова, 1963).

Эти интересные данные показывают, насколько велика роль полезных животных в защите растений от вредителей. Истребление полезных животных наносит непоправимый ущерб сельскому и лесному хозяйству, садам и паркам.

ГЛАВА 8

РОЛЬ ЧЕЛОВЕКА В ЖИЗНИ ФИТОЦЕНОЗОВ

Ни один из экологических факторов не оказывает столь существенного и всеобщего разрушительного влияния на растительные сообщества и на географическую среду вообще, как деятельность человека, несмотря на то что это влияние — наиболее молодой фактор из всех, воздействующих на растительность. Это влияние, постепенно усиливаясь с момента появления человека на Земле, стало настолько широким и многообразным, что теперь почти невозможно найти сообщества, на которых не сказалось бы в той или иной степени воздействие человека.

Г Вальтер (Вальтер — Алехин, 1936) дает яркий очерк изменения степени и характера воздействия человека на природу Центральной Европы по мере развития человеческого общества.

В течение палеолита и в начале неолита человек избегал девственных лесов и селился в бедных деревьями или безлесных областях. Лишь в среднем неолите (в Европе — 2000—1000 лет до нашей эры) человек начал заметно изменять растительный покров, так как на смену кочевнику, не знавшему земледелия, пришел первобытный земледелец, уже приручивший к этому времени несколько видов животных. Первобытное земледелие было переложным: разрыхляли клочок земли при помощи примитивных орудий, чаще всего просто при помощи заостренной на конце палки, высевали семена растения, мало отличимого от диких форм этого же вида, и затем собирали урожай. После одного-двух лет использования участок забрасывали и почву разрыхляли на новом участке.

В эту эпоху влияние человека на растительность было уже значительным. Не говоря уже о том, что человек создавал в это время первые культурные фитоценозы (агроценозы), он имел скот, который изменял весь характер растительного покрова на местах выпаса. Распашка и выпас скота препятствовали распространению и возобновлению леса, хотя в это время в Европе, как и во многих других странах, климат резко изменился в сторону большей влажности, и лес мог бы расширить свою площадь, если бы не деятельность человека. Наконец, человек уже был знаком с употреблением огня и вне всякого сомнения выжигал леса в некоторых районах, чтобы на месте выжженного леса посеять семена съедобных растений.

В бронзовый и железный века, как указывает Вальтер, заселенная площадь оставалась в Центральной Европе в общем такой же, как в неолите, но человек уже расселился не только в районах с плодородными лёссами, но и с преобладанием известняков и песков, а также в лесных областях. В дальнейшем в связи с ростом народонаселения и улучшением орудий труда человек начинает усиленно сводить леса.

В эпоху римского владычества в Центральной Европе было облесено еще 70—75% территории против 26% в настоящее время. Это современное соотношение леса и культурных площадей установилось уже к началу XII в. Позже нужды хозяйства заставили человека наряду с вырубкой лесов начать облесение некоторых безлесных территорий, а также заменять одни породы другими. Так, большие площади дубовых лесов сохранялись в Европе до XVIII в., так как желуди были основной пищей свиней. Однако после того, как появился новый дешевый корм для свиней — картофель, разведение медленно растущего дуба оказалось невыгодным и его стали усиленно вырубать и заменять более выгодной культурой — буком, который впоследствии уступил место хвойным породам — еще более быстрорастущим и имеющим более широкое применение.

Однако не только природа Центральной Европы претерпела столь существенные изменения в результате деятельности человека. Резко изменились особенности природы стран Средиземноморья, Малой Азии, Месопотамии. Вырубка лесов ради распашки земли изменила климат этих стран в сторону значительно большей сухости. Леса Средиземноморья на значительной площади сменили заросли высокорослых и низкорослых кустарников (маквис, псевдомаккия, гарига).

В Африке и Индии в результате сокращения площадей тропических лесов широко распространились саванны — тропические пространства с древесно-травянистой растительностью. Очевидно, и в Южной Америке и на Больших Антильских островах широкое распространение саванн представляет вторичное явление.

В Средней и Центральной Азии копытами домашних животных были разбиты пески и во многих районах образовались скопления барханов. В Восточной Азии, в Китае и Японии в настоящее время господствуют культурные ландшафты, склоны гор и холмов террасированы, долины распаханы, леса в значительной степени вырублены и сохранились лишь относительно небольшими массивами.

В Северной Америке вырубка лесов и распашка прерий изменили лик страны: эрозия, связанная с уничтожением естественной растительности, стала причиной пыльных бурь, образования так называемых дурных земель (bad lands), лишенных почвенного покрова и изрезанных оврагами настолько, что сельскохозяйственное использование их практически невозможно. Эрозия и на территории СССР ежегодно уносит значительные массы почвенных частиц и выключает земли из хозяйственного использования.

В конце XV в. резко расширились межконтинентальные связи, были открыты морские пути в Индию и Америку; еще ранее Марко

Поло побывал в Китае и других странах Азии. Это привело к появлению в развитых странах многих видов заносных растений. Позже развитие сети грунтовых, шоссейных и железных дорог одновременно с возникновением различных местообитаний, лишенных естественной растительности (обочины дорог, насыпи, мусорные кучи, залежи и пр.), позволило широко расселиться этим заносным растениям по различным регионам земного шара. В связи с применением удобрений и введением новых земледельческих орудий почва изменилась настолько сильно, что даже когда человек «забрасывал» пашню, естественная растительность восстанавливалась здесь далеко не сразу, а иногда и вообще не могла восстановиться. В разных странах в разное время воздействие человека на растительные сообщества было неодинаковым.

Характер воздействия человека на растительный покров в значительной степени связан с общественным строем, который определяет уровень производства, в том числе уровень развития скотоводства и земледелия. Общественный строй определяет и развитие средств транспорта, сети путей сообщения, а следовательно, интенсивность и дальность передвижений людских масс.

Степень воздействия человека на природу менялась по мере смены одной общественной формации другой. Хищническое бесплановое уничтожение природных богатств достигает в условиях капитализма апогея. Революционная смена капиталистического строя социалистическим приводит и к резкому качественному изменению характера воздействия человека на природу. На место стихийного, бесланового влияния человека приходит продуманное, плановое. Одна из характерных черт социалистического строя — плановое изменение природы, в том числе и растительного покрова, на пользу человека. Однако далеко не всегда возможно точно определить все последствия тех воздействий, которые человек оказывает на компоненты природно-территориальных комплексов. Выбор оптимальных вариантов изменений природной среды не может быть проведен без участия специалистов различных профилей, в том числе и геоботаников. В противном случае могут возникнуть неожиданные и нежелательные последствия.

Воздействие человека на растительный покров бывает бессознательным и сознательным. Бессознательно человек распространяет семена и плоды диких растений, особенно в современную эпоху, благодаря развитию мощных средств связи (корабли, самолеты, железные дороги, автотранспорт и т. д.). Многообразное сознательное влияние человека на растительность может быть положительным и отрицательным. Так, вырубка деревьев в размерах, не превышающих годичного прироста древесины, с соблюдением правил, обеспечивающих естественное возобновление леса, служит примером положительного воздействия; рубка же леса с превышением годичного прироста древесины или уничтожение лесов на горных склонах — пример отрицательного воздействия.

Человек воздействует на фитоценоз в целом, на определенные группы образующих его растений либо на отдельные виды расте-

ний, что в конечном итоге также приводит к обеднению или обогащению фитоценозов.

Выделяют следующие основные виды воздействия человека на фитоценозы:

I Изменение ареалов растений:

а) завоз новых растений в ту или иную страну, где они входят в состав фитоценозов, характерных для этой страны;

б) сокращение ареалов и полное уничтожение различных видов растений, в результате чего изменяется состав и полностью уничтожаются некоторые фитоценозы.

II. Непосредственное воздействие на растительный покров, осуществляемое путем распашки земель, выжигания растительности, вырубки лесов и раскорчевки пней, выпаса домашних животных, выкашивания лугов и степей, сбора веточных кормов, действия вредных дымов и газов и т. д.

ЗАВОЗ РАСТЕНИЙ

В течение геологической истории Земли миграции растений были ограничены различными препятствиями (океаны, горы, пустыни), а также значительными расстояниями. Однако с развитием транспорта бессознательный и сознательный завоз растений приобретает все большее значение и во все большей степени позволяет растениям преодолевать барьеры, стоящие на пути их расселения. Как указывает Д. Блейсделл (Blaisdell, 1967), случайная интродукция растений совершается путем перевоза семян и других переносимых зачатков на одежде и личных вещах путешествующих, в качестве примеси к посевному материалу, в шерсти и мехе домашних животных, в материалах, служащих для их подстилки, в балласте для судов, в различных упаковочных материалах, таре для семян, непосредственно в вагонах, теплоходах, самолетах и других транспортных средствах. Этими способами растения переправляются иногда за тысячи километров от своей родины.

Ежегодно в разные страны завозят значительное число видов чужеземных растений. Однако возможности натурализации новых видов, их «укоренения» в чуждых условиях, по-видимому, ограничены: с одной стороны, они определяются экологическими особенностями интродуцируемых видов, с другой — экологическими условиями той страны, куда они попали, в частности характером местного растительного покрова. Далеко не все виды приспособляются к условиям существования в новых для них регионах.

Выйти за пределы того участка, на который растение было завезено, ему препятствуют не только климатические и эдафические условия нового района его жизни, но и конкуренция местных видов, зачастую лучше пришельца приспособленных к местным условиям. Лишь известная «агрессивность», определяемая количеством продуцируемых семян, широтой экологической амплитуды вида, его конкурентной мощностью, позволяет ему внедриться

в местные растительные сообщества. Вот почему при огромном числе интродуцируемых растений количество видов, успешно развивающихся среди ненарушенных растительных сообществ в новых районах, обычно невелико.

Ч. Элтон (1960), ссылаясь на официальные данные, указывает, что в США было интродуцировано около 200 000 видов и разновидностей растений — число огромное. А. Теллунг (Thellung, 1912) писал, что на юге Франции, в окрестностях г. Монпелье, не более 107 видов из растений, завозимых сюда различными путями, начиная с XVI в., вошли в состав местной флоры (включающей, по Теллунгу, 2792 вида). В некоторых других странах количество синантропных (сопутствующих человеку) видов измеряют (по Шаферу, 1956) такими цифрами. Штат Виктория (Австралия) насчитывает 57 видов синантропных растений, происходящих из Европы, 18 — из Северной Америки, 12 — из Южной Америки, 11 — из Северной и Центральной Африки, 29 — из Южной Африки и 2 — из Азии. В составе флоры Англии насчитывают пришельцев с европейского континента — 540, из умеренной зоны Азии — 68, из Африки — 4, из Северной Америки — 88, из Австралии — 4. Большая часть этих видов, хотя и натурализуется на новом месте, однако приурочена здесь только к рудеральным (мусорным) и сорным местообитаниям, сильно измененным деятельностью человека. Как правило, относительно немногие виды входят в состав фитоценозов, образованных местными видами и не нарушенных деятельностью человека.

По данным Н. Уэйса (Wace, 1967), на о-вах Тристан-да-Кунья насчитывается следующее количество натурализовавшихся видов: палеарктических — 58, неоарктических — 12, эфиопских и капских — 14, восточных (свойственных восточной области) — 3, неотропических — 8, австралийских — 7. При этом почти все палеарктические пришельцы свойственны как натурализовавшиеся виды и Капской области, т. е. проникли, видимо, через нее. Число пришельцев достигает максимума на главном острове, где при 32 местных видах насчитывается 82 натурализовавшихся. На более мелких островах, где меньше нарушенных человеком местообитаний, относительно меньше роль и число натурализовавшихся видов. Как показывает пыльцевой анализ, до заселения островов человеком заносных видов было очень мало и лишь с ввозом овец, коз, крупного рогатого скота условия для натурализации завозимых видов растений стали гораздо благоприятнее. Представляет интерес сопоставление биологических спектров местных и натурализовавшихся растений, проведенное для о. Тристан-Гоу (табл. 20).

Среди натурализовавшихся видов особенно обильны терофиты.

Наиболее агрессивными видами являются более ранние поселенцы — осот огородный (*Sonchus oleraceus*), подорожник большой (*Plantago major*), щавель туполистный (*Rumex obtusifolius*), щавелек (*R. acetosella*), мятлик однолетний (*Poa annua*), полевица столонообразующая (*Agrostis stolonifera*) и бухарник шерстистый (*Holcus lanatus*).

ТАБЛИЦА 20

Биологические спектры местных и натурализовавшихся видов на острове Тристан-Гоу
(по Н. Уэйсу)

Группа растений	Число видов	Жизненные формы, %				
		фанерофиты	хамефиты	гемикриптофиты	геофиты	терофиты
Местные	38	5	27	63	0	5
Натурализовавшиеся	83	1	3	52	1	43

Как указывает Д. Ренуэлл (Ranwell, 1967), наиболее благоприятные условия для вселения новых видов представляют водоемы, так как они характеризуются ровным годовым ходом температур, обилием растворенного углекислого газа, значительными пространствами, не занятыми подводными или плавающими растениями. Поэтому в них при помощи человека быстро и широко распространяются водные растения, например элодея канадская (*Elodea canadensis*), расселившаяся в Евразии, или водяной гиацинт (*Eichhornia crassipes*), захвативший водоемы тропиков Старого Света.

Таким образом, завезенные сознательно или бессознательно растения чаще всего включаются в нарушенные деятельностью человека фитоценозы; в состав же естественных фитоценозов они входят в тех случаях, когда в них не заняты экологические ниши, пригодные для существования завезенного растения, или когда эти экологические ниши заняты легко вытесняемыми видами. При этом фитоценозы, замкнутые по отношению к одним видам завезенных растений, могут оказаться незамкнутыми по отношению к другим видам. С другой стороны, натурализуются прежде всего растения с широкой экологической амплитудой. Поскольку такие растения могут натурализоваться в довольно разнообразных условиях, несомненно, прав Ф. Фосберг (Fosberg, 1967), когда пишет, что щавель кислый (*Rumex acetosa*), например, попадая в Виргинию, вытесняет там одни местные виды, в Калифорнии — другие, на Гавайях — третьи и четвертые в Андах. Поэтому, за исключением многих островов, где естественная флора была бедной, в результате интродукции и натурализации мировая флора обедняется, становясь все более монотонной. Фосберг считает также, что с этим обеднением экосистемы становятся более уязвимыми по отношению к изменениям среды, равновесие восстанавливается все с большим трудом и, таким образом, стабильность экосистем уменьшается.

СОКРАЩЕНИЕ АРЕАЛОВ И УНИЧТОЖЕНИЕ РАСТЕНИЙ

Сокращение ареалов и полное исчезновение видов растений происходит под влиянием сельскохозяйственных и мелиоративных

работ (создание или расширение площадей садов и огородов, распашка земель, осушение торфяников, болот и прудов, лесонасаждение, вырубка лесов, уход за лугами); строительных и горных работ (прокладка дорог, устройство каналов, прудов, карьеров, плотин и проч.); пастьбы животных; сбора естественных растительных продуктов (Мартонн, 1940).

На о. Св. Елены, ранее покрытом густым лесом, естественная растительность была уничтожена человеком и завезенными сюда домашними животными — козами и свиньями — после его открытия в 1501 г. К 1875 г. здесь было всего 79 местных дикорастущих видов сосудистых растений и 970 сорных и культурных растений, завезенных человеком (Szymkiewicz, 1936). Полностью исчезли эндемичные виды — мелания чернодревесинная (*Melhania melanoxylon*), акалифа красная (*Acalypha rubra*), эндемичные роды — петробиум (*Petrobium*), коммидендрон (*Commidendron*), меланодендрон (*Melanodendron*) из семейства сложноцветных и многие другие. Тем самым был резко изменен состав фитоценозов. Усиленный сбор туристами эдельвейса (*Leontopodium alpinum*) в Альпах привел к тому, что местами этот вид исчез, а местами стал очень редким.

С другой стороны, человек нередко сознательно сокращает ареалы вредных растений. Так, в Скандинавии был истреблен барбарис обыкновенный (*Berberis vulgaris*) — промежуточный хозяин линейной ржавчины хлебных злаков (паразитического гриба), сокращены ареалы и снижено обилие ряда сорняков и т. д. Прямое уничтожение растений механическими и химическими средствами, поедание их скотом и другие меры приводят к изменению состава и структуры растительных сообществ.

НЕПОСРЕДСТВЕННОЕ ВОЗДЕЙСТВИЕ ЧЕЛОВЕКА НА РАСТИТЕЛЬНЫЙ ПОКРОВ

Л. Г. Раменский (1938) показал, насколько различаются друг от друга фитоценозы по роли человека в их возникновении и по соотношению природных и культурных факторов в их повседневной жизни. Он рассматривает ряд фитоценозов, начиная с тех, в которых влияние человека практически отсутствует, и кончая теми, которые живут под исключительным влиянием человека.

1. Девственные, не тронутые культурой степь, пустыня, лес, болото. В этих случаях фитоценозы сложившиеся, устойчивые эволюционируют медленно, а их состав определяется тем, какие растения обитают в данной стране и как разносятся их семена, плоды и споры. Устойчивость этих фитоценозов выработалась на основе взаимодействия растений друг с другом и с факторами внешней и внутренней среды фитоценоза.

2. Временный тип леса с господством березы и осины на месте вырубки или пожара (возникающего чаще всего в результате действия человека, а иногда и от естественных причин, например

от молнии), уничтоживших первоначальный еловый лес. Дальше этот лес развивается на основе действия естественных факторов, так же как типы растительности, отнесенные к первой группе. Эти типы развиваются быстрее, чем коренные фитоценозы, принадлежащие к первой группе.

3. Луг, возникший на месте лесной вырубки, на котором ведут регулярный выпас или выкашивание травы. Эта регулярность в значительной степени обусловливает состав растительного покрова. Однако влияние это не столько прямое, сколько косвенное: выкашивание и выпас реже ведут к прямому истреблению тех или иных видов, чаще они угнетают одни виды и создают более благоприятные условия для других видов. Меняя сроки покоса, периоды и интенсивность выпаса, человек может оказывать влияние на растительный покров, но это воздействие также больше косвенное, чем прямое.

4. За лугом ведут уход, удобряют его, удаляют кочки или растения с грубыми стеблями, не съедобные для скота. Леса прореживают, ликвидируют мертвые деревья, вырубают больные или второстепенные по качеству деревья, ведут борьбу с вредителями. При этом влияние человека более планомерно и кроме косвенного (внесение удобрений) появилось и прямое влияние — удаление тех растений, которые человек считает нежелательными.

5. Кроме ухода за фитоценозом практикуют подсев трав. При этом в него вводят новые виды, тем самым к числу конкурирующих между собой растений присоединяются такие, которых раньше здесь не было. Фитоценоз становится полукультурным.

6. Создание искусственных фитоценозов — посадка леса, посев луга. Часто эти фитоценозы составлены из видов, которые дико в данной местности не растут, иногда — из видов, встречающихся неподалеку от места посева или посадки. После того как луг или лес посеяны или посажены, они или предоставляются самим себе, и тогда их развитие регулируют естественные факторы, как это бывает в фитоценозах, относящихся ко второй группе, или человек продолжает воздействовать на них, как он это делает по отношению к фитоценозам, относящимся к четвертой группе. Если посев проделали семенами местных растений или высаживали местные древесные породы, то такой сеяный луг или посаженный лес, когда вырастают, почти не отличаются от естественных фитоценозов.

7. Двулетние культуры клевера и посевы озимых растений слабо или сильно зарастают сорняками. Состав сорных растений и взаимоотношения сорных растений с культурными регулирует в основном агротехника, но конкуренция между растениями (как между сорняками и культурными растениями, так и между различными видами сорняков) еще имеет место.

8. В яровых и пропашных культурах сорняки играют ничтожную роль и основным, почти ведущим фактором, определяющим как взаимоотношения между растениями, так и особенности среды культурных растений, становится агротехника.

Эти отличия между фитоценозами по качественным особенностям и степени влияния человека на их происхождение и повседневное существование сведены Л. Г. Раменским в таблицу (табл. 21).

ТАБЛИЦА 21

Группировки фитоценозов по происхождению и ведущему фактору
(по Л. Г. Раменскому, 1938)

Происхождение растительного покрова	Основные факторы, управляющие растительным покровом			
	господствует влияние ценобиоза[1]. Влияние культурных режимов непрямое	влияние ценобиоза переплетается с культурными, в основном непрямыми	доминирует влияние культурных режимов; растительность сеяная или обогащенная посевом	
			влияние ценобиоза значительно	влияние ценобиоза ничтожно
	некультурные ценозы	полукультурные ценозы	культурные ценозы	интенсивно-культурные ценозы
Ценозы коренные	Более или менее девственные степи, леса, болота и т. п.	Леса в условиях правильного хозяйства, степные выпасы и т. д.	—	—
Ценозы естественные производные	Мелколиственные леса по естественным гарям и т. п.	То же, в условиях использования	—	—
Ценозы культурно-производные, несеяные	Экстенсивно и бессистемно используемые луга на месте бывших лесов и т. п.	Луга в условиях ухода и поверхностных улучшений и т. д.	Культурные луга и пастбища с подсевом трав и другими мероприятиями	
Ценозы сеяные, искусственные	Дичающие сеяные леса из местных древесных пород, луга и пр. (конвергенция с несеяными)	Сеяные луга в условиях ухода и поверхностного улучшения и прочие подобные	Краткосрочные посевы трав, отчасти озимые посевы (не пропашные)	Сады, огороды, однолетние полевые культуры, особенно пропашные

[1] Ценобиозом Л. Г. Раменский предлагает называть такие отношения между организмами, при которых они не связаны друг с другом так тесно, как при паразитизме и симбиозе. Сюда относятся конкуренция, взаимоотношения в цепях питания и пр.

Заброшенный участок пашни или плантации представляет залежь.

Направление хода восстановления растительности на залежах определяют несколько условий:

1. Климатические и эдафические особенности данной местности, определяющие возможность существования той или иной растительности на участке, находившемся под культурой.

2. Характер растительности, окружающей залежь и размеры залежного участка, определяющие возможность заноса семенных зачатков со стороны.

3. Вид культуры, продолжительность культивирования участка, способ обработки и удобрения почвы, наличие сорняков и др. Все это определяет большее или меньшее богатство почвы питательными веществами, видовой состав и обилие сорных растений, которые повлияют на развитие сорняков после прекращения использования участка. Таким образом, в разных климатических районах или в одном районе, но при разных почвенных и орографических условиях пути развития растительности на залежи неодинаковы. Точно так же развитие растительности на залежах зависит от культивировавшегося вида растения и от применявшихся агротехнических приемов.

Для сухих степных районов обычно характерны несколько стадий зацелинения залежи. Пока почва еще очень рыхлая, залежь зарастает бурьянистыми высокими однолетниками и двулетниками из семейств сложноцветных (бодяк — *Cirsium*, чертополох — *Carduus*) и крестоцветных (капуста — *Brassica*, ярутка — *Thlaspi*) и др. Постепенное уплотнение почвы, а следовательно, ухудшение ее аэрации приводят к смене бурьянистых растений корневищными, лучше приспособленными к жизни на не вполне уплотненной, но уже не рыхлой почве. Эту стадию характеризует чаще всего господство пырея (*Agropyron repens*), остреца (*A. ramosum*, в подзоне южных степей), костра безостого (*Bromus inermis*) и ряда других растений. После нескольких лет господства корневищных злаков на залежь начинают проникать компоненты степных фитоценозов — ковыли (*Stipa*), типчак (*Festuca sulcata*), тонконог (*Koeleria*), и постепенно степь вновь приобретает целинный облик. Таким образом, здесь можно наблюдать четыре стадии восстановления целинной растительности: бурьянистую, корневищных злаков, дерновинных злаков, вторичной целины. Продолжительность этого процесса в различных условиях — от 30 до 60 лет и более (Лавренко, 1940).

В лесах умеренного пояса направление смен растительности после распашки земель и забрасывания в залежь определяется как условиями, свойственными самой залежи, так и ее размерами, иначе говоря, близостью к ней леса. Если лесные участки близки, то залежь может не проходить стадии зарастания травами и кустарниками, а сразу заселяется молодыми деревцами. В противном

случае залежь проходит стадию травянистой или кустарниковой растительности. Если залежь сухая, то на ней нередко вырастает сосновый лес, если же она влажная, то мелколиственные породы — береза и осина, и лишь под пологом этих светолюбивых пород развиваются более тенелюбивые виды деревьев — ель, пихта, дуб.

Как указывает П. Ричардс (1961), после забрасывания пашен или плантаций среди тропического леса возникают заросли кустарников или травянистой растительности, которые затем сменяет вторичный лес. П. Ричардс приводит данные С. Иохемса (Jochems, 1928) о смене таких сообществ на о. Суматра, на заброшенных табачных плантациях: травяное, флористически богатое сообщество из малолетних трав с молодыми деревьями; сообщество с господством мелких деревьев: трема (*Trema* sp.), блюмея бальзамическая (*Blumea balsamifera*) и аброма узкая (*Abroma angustum*); вторичный лес. При этом различают пять типов вторичного леса: с тремой (*Trema* sp.), с макарангой (*Macaranga tanarius* или *M. denticulata*), с мелохией зонтичной (*Melochia umbellata*), с калликарпой войлочной (*Callicarpa tomentosa*) и смешанный, без какого-либо ведущего доминанта.

Вторичный лес, вырастающий после распашки, отличается от первичного главным образом флористическим составом, меньше структурой. Во вторичном лесу господствуют те виды деревьев, которые в первичном приурочены к временным «окнам», возникающим после гибели какого-либо старого дерева. Эти деревья имеют следующие особенности: они быстро распространяются, преимущественно при помощи семян и плодов (семена и плоды этих видов приспособлены к распространению ветром либо птицами), а иногда и вегетативно, быстро растут и более светолюбивы, чем деревья, характерные для первичного леса. Эти особенности позволяют им занимать «окна» в первичном лесу. Они же и определяют концентрацию этих видов на залежах. Вторичный лес труднее проходим, чем первичный, в нем больше лиан, поверхность крон деревьев вторичного леса более ровная, чем первичного, а сами деревья менее высокие.

ВЫРУБКА ЛЕСОВ

Вырубка лесов может иметь различный характер. Бывают рубки оздоровительные, рубки ухода, выборочные и сплошные. Характер рубок определяет степень воздействия человека на растительный покров. Так, при оздоровительных рубках или рубках ухода человек только убирает больные, плохо развитые или слишком густо стоящие деревья и тем способствует лучшему развитию остальных деревьев. При выборочных рубках вырубают деревья определенных видов или определенного качества и оставляют остальные. В этом случае человек более активно вмешивается в жизнь фитоценоза и зачастую помогает некоторым видам. Наконец, сплошные рубки уничтожают фитоценоз полностью или

почти полностью, и на его месте возникает другой. В этом случае воздействие человека наиболее сильно.

Существенный результат сплошной вырубки — полное осветление. При этом все тенелюбивые растения — сциофиты — постепенно отмирают, и их место занимают светолюбивые гелиофиты.

Развивающиеся на вырубке и сменяющие друг друга сообщества резко отличаются в районах и странах с различными климатическими, почвенными и другими физико-географическими условиями. Большое значение имеет и характер лесной растительности. Кроме того, на смены растительности на лесосеках очень сильно влияют особенности использования территории лесосек человеком. При выпасе, сенокосе или при отсутствии эксплуатации смена идет по-разному. Хозяйственное использование лесосеки препятствует лесовозобновлению или затрудняет его.

В определенных условиях существовавшее ранее сообщество вообще не может восстановиться, в других оно восстанавливается, но не сразу, а спустя много лет. Можно привести много примеров необратимых смен растительности на вырубках.

При неглубоком залегании грунтовых вод вырубка леса приводит к заболачиванию. При этом на вырубке поселяются влаголюбивые виды мхов и травянистых растений.

Вырубка лесов на горных склонах, например буковых лесов в Карпатах или хвойных лесов в горах Сибири, вызывает эрозию. Смывается зачастую не только почва, но и подпочва до глубжележащих горных пород. Поэтому возобновление леса в этих условиях практически невозможно. Чтобы на этих обнаженных склонах вновь вырос лес, необходимо, чтобы растительность прошла ряд стадий, начиная с поселения на скалах низших растений — лишайников и водорослей. Этот процесс длится тысячелетия.

В Южном Китае при вырубке влажных тропических и влажных субтропических лесов зачастую развиваются заросли бамбука (*Dendrocalamus strictus*) или заросли высокого травянистого растения посконника душистого (*Eupatorium cdoratum*); первые — на несколько больших высотах над уровнем моря, вторые — на меньших. В обоих случаях корни и корневища этих растений настолько сильно высушивают почвы, что проростки деревьев не могут развиваться, и восстановление прежних лесных формаций оказывается невозможным (Воронов, 1966).

Можно привести и примеры обратимых смен на вырубках.

После вырубки елового или елово-пихтового леса на лесосеках сначала разрастаются высокие травы, обычно имеющие легкие семена, переносимые ветром. Здесь часто господствуют иван-чай (*Chamaenerium angustifolium*), на участках, богатых нитратами, — крапива двудомная (*Urtica dioica*), на бедных почвах — вейники Лангсдорфа и лесной (*Calamagrostis langsdorfii, C. arundinacea*). В северных районах — луговик извилистый (*Deschampsia flexuosa*). Среди густой зелени таких трав, пышно растущих на почве лесосек с обильными порубочными остатками, трудно развиться проросткам деревьев. Поэтому вторую стадию зарастания лесо-

сек обычно характеризует преобладание не деревьев, а кустарников, из которых многие имеют съедобные плоды и заносятся на лесосеки млекопитающими и птицами, охотно посещающими эти места. Среди кустарников обильны малина (*Rubus idaeus*), много жимолости (*Lonicera*), смородины (*Ribes*).

После того как кустарники завоюют господство на вырубках, здесь начинают развиваться проростки мелколиственных пород — березы (*Betula*) и осины (*Populus tremula*). У этих деревьев плоды летучие. Их проростки светолюбивы и развиваются без древесного полога. Когда на месте лесосеки разовьется производный лес из березы или осины, под пологом этих деревьев могут уже развиваться проростки тенелюбивых пород — ели и пихты. Ель и пихта, будучи более тенелюбивыми, чем береза и осина, постепенно вытесняют их. Проходит несколько десятилетий, и на месте бывшей лесосеки опять растет темнохвойный еловый или елово-пихтовый лес.

Несколько по-иному идет смена после вырубки смешанных широколиственно-хвойных и южнотаежных темнохвойных лесов с широколиственными породами в нижнем древесном ярусе. В этом случае широколиственные породы — липа (*Tilia cordata*), клен (*Acer platanoides*) и некоторые другие — развивают обильную поросль от пней, которой не дают хвойные деревья — ель, пихта и др. Поэтому после стадии высокотравья вырубки зарастают широколиственными породами, достигающими к этому времени 2—3 *м*, с незначительной примесью кустарников. Стадия мелколиственных лесов может при этом отсутствовать или эти леса образуют незначительную примесь к широколиственным. На месте лесов с преобладанием темнохвойных пород и с участием пород широколиственных возобновляются широколиственные леса с незначительной примесью мелколиственных и темнохвойных пород (последние — из уцелевших при вырубке молодых деревьев), и лишь постепенно восстанавливаются коренные растительные сообщества.

Во влажных тропических лесах смены, аналогичные описанным П. Ричардсом сменам на распаханных участках, в ряде случаев происходят и без распашки, особенно там, где вырубаются относительно небольшие участки леса.

ВЫЖИГАНИЕ

Действие огня связано преимущественно с человеком. До появления его на Земле огонь, возникавший от удара молнии, иногда уничтожал растительность, но, как указывает Ж. Браун-Бланке (Braun-Blanquet, 1928), в 90 случаях из 100 пожар причиняет человек. Даже если эта цифра преувеличена, не подлежит сомнению, что с появлением человека пожары участились во много раз. Повсюду, кроме самых холодных и самых сухих стран, где растительность не образует связного ковра, пожары довольно часты.

Одни фитоценозы, например влажные тропические леса, выгорают реже и горят небольшими участками, другие — саванны, степи, хвойные леса умеренного пояса — выгорают чаще и на огромных площадях. Хотя человек и служит основной причиной возникновения пожаров, в то же время он, распахивая степи и вырубая леса, уменьшает возможность распространения огня, а кроме того, имеет в своем распоряжении мощные средства для тушения пожаров.

Различают три типа пожаров: подземные, низовые и верховые. При подземных пожарах горят залежи торфа или других органических веществ, скапливающихся в верхних слоях почвы. Эти пожары очень длительны и наблюдаются на торфяных болотах (в сухое время года), в понижениях с густой травянистой растительностью, по окраинам водоемов, на участках рудеральной растительности с большим количеством органических веществ в почве.

При втором типе пожара — низовом — сгорают растения, образующие кустарничковый, травяной и моховой ярусы. При этом деревья и отчасти высокие кустарники обычно не успевают загореться и остаются на месте пожарища почти не поврежденными или слабо поврежденными. Однако деревья с поверхностно расположенной корневой системой уступают место сосне с ее глубокими стержневыми корнями. В травяных и травяно-кустарничковых фитоценозах пожары всегда низовые, а в лесах — только при сильном ветре и высокой влажности надземных органов деревьев.

Третий тип пожара — верховой — охватывает весь лес от поверхности почвы до верхушек крон деревьев или проходит только по деревьям, а травяно-кустарничковый и моховой ярусы, а также плоды и семена, находящиеся на поверхности и в верхнем слое почвы, в большей или меньшей степени избегают огня. Верховой пожар бывает в тех случаях, когда напочвенный покров сильно увлажнен, а деревья довольно сухи, валежника мало и ветер силен. Верховой пожар возникает только в фитоценозах, образованных деревьями.

Неоднократное на протяжении многих лет выгорание растительности степей и саванн привело к тому, что многие виды растений, не выносящие пожаров, исчезли. Растения, существующие в степях и в саваннах в настоящее время, имеют приспособления, предохраняющие их от гибели при пожарах или позволяющие им быстро восстанавливаться. Так, деревья саванн отличаются толстой корой. У травянистых растений степей и саванн конусы нарастания хорошо защищены молодыми листьями (дерновинные злаки) или растения способны давать побеги из почек, расположенных на подземных частях (корневищные и корнеотпрысковые растения). Огонь при пожарах в степях или в саваннах обычно образует узкую (шириной не более 1—1,5 *м*), но длинную ленту, извивающуюся зачастую на десятки и даже сотни километров. В зависимости от того, в какой сезон произошел пожар, растительность отрастает или сразу (влажное время года), или спустя несколько месяцев (сухое время года).

После пожара происходит смена растительного покрова и иногда значительная. Так, в степях мелкодерновинные злаки страдают от огня больше, чем крупнодерновинные. Поэтому после пожара мелкодерновинный злак типчак (*Festuca sulcata*) резко уменьшается в количестве, в то время как крупнодерновинные злаки — ковыли (*Stipa*) — почти не уменьшают своего обилия. В степях и саваннах пожары служат одной из основных причин, препятствующих распространению древесных пород: они губят медленно растущие молодые деревца и проростки и тем самым помогают травяной растительности одержать победу над древесной.

Считают, что пожары улучшают кормовые достоинства растительности степей и саванн, так как при этом сгорают старые, несъедобные для скота части растений и лучше развиваются в удобренной золой почве молодые нежные листья и стебли. Поэтому человек нередко сознательно выжигает степи и саванны. Следует, однако, иметь в виду, что часть золы сдувает ветер. Что касается урожайности травостоя, то она, по-видимому, после пожара снижается. Так, по данным В. Ф. Максимовой (1957), в Прикаспийских степях после пожара урожайность составляла 20—30% той, которая была до пожара, а в Семиозерном районе Кустанайской области Казахской ССР падала в 2—2,5 раза. По другим данным, урожайность травостоя после пожара несколько возрастает.

В результате степных пожаров погибают кустарники и кустарнички, плохо поедаемые скотом, и это также способствует повышению кормовых достоинств степей. Так, в прериях Северной Америки (Daubenmire, 1947) под влиянием огня погибает полынь трехзубчатая (*Artemisia tridentata*), засоряющая пастбища, а в Прикаспийских степях (Максимова, 1957) — полынь серая (*A. incana*). В Центральном Казахстане, по Л. Е. Родину (1946), в результате выгорания резко уменьшается роль полыни белоземельной (*A. terrae albae* var. *semiarida*) и возрастает участие в травостое узколистных злаков — ковыля (*Stipa*), житняка пустынного (*Agropyron desertorum*), типчака (*Festuca sulcata*). В результате этого злаково-полынные типично полупустынные сообщества превращаются в полынно-злаковые и почти чисто злаковые, т. е. происходит остепнение растительности (рис. 106).

Лесные пожары меняют состав древесных пород. При низовых пожарах, когда температура на поверхности почвы достигает 1000° С, в верхних горизонтах почвы резко падает количество органического вещества и азота и возрастает количество водорастворимых солей за счет минерализации органического вещества. Вероятно, именно из-за уменьшения содержания азота в почве на пожарищах в изобилии развиваются такие виды, как печеночный мох маршанция полиморфная (*Marschantia polymorpha*) и листостебельный мох фунария гигрометрическая (*Funaria hygrometrica*). При верховом пожаре температура на поверхности почвы может не превышать 100° С, и в этом случае изменения состава почвы незначительны.

В ряде случаев изменения лесной растительности после пожаров

сходны с изменениями, происходящими после порубки: сначала появляется травянистая растительность, затем кустарники, затем мелколиственные породы и, наконец, первоначально обитавшие на данном участке породы. На севере после пожаров, как и после вырубок, наблюдается заболачивание в тех случаях, когда грунтовые воды лежат неглубоко.

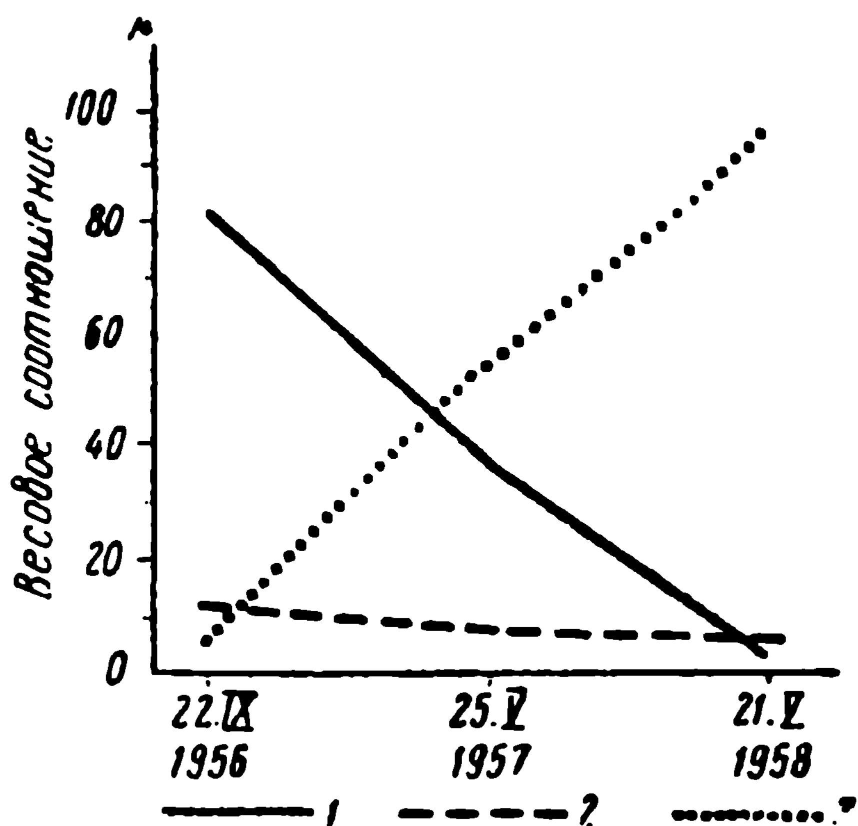


Рис. 106. Влияние выжигания на весовое соотношение (в %) групп растений на переложном степном пастбище, совхоз «Семисотка» Ленинского района Крымской области (по Поповой): *1* — верблюдка (*Centaurea diffusa*), *2* — разнотравье, *3* — злаки

При пожарах обычно не все стволы деревьев сгорают нацело. Очень часто мертвые стволы, оставаясь на выгоревшем участке, служат пищей для вредителей леса. Поэтому гари могут быть рассадниками лесных вредителей.

ВЫПАС ДОМАШНИХ ЖИВОТНЫХ

Характер влияния домашних животных на растительный покров зависит от особенностей покрова, от сроков выпаса, его интенсивности и от породы выпасаемых животных.

Хотя до появления на Земле человека дикие копытные животные бродили стадами, иногда очень большими, и паслись, однако усиленное воздействие на растительный покров сказывалось только у водопоев, вдоль обычных путей передвижения и в местах ночевок. Лишь человек с бесчисленными стадами домашних животных коренным образом перестроил растительный покров на обширных территориях.

Очень много внимания изучению влияния выпаса на растительный покров уделяли И. К. Пачоский (1921 и др.), Г Н. Высоцкий (1915), Б. А. Келлер (1923), а также Д. Уивер и Ф. Клементс (Clements, 1928; Weaver and Clements, 1938) и др. Американские авторы различают два понятия: пастьба, иначе выгрызание (grasing), и поедание скотом листвы деревьев (browzing). Это разделение правильно, однако в русской литературе не проводится, быть может, потому, что второй род деятельности животных мало изучен.

Из домашних животных листья и побеги деревьев особенно сильно уничтожают козы. Так, в странах, прилегающих к Средиземному морю, где козы особенно многочисленны, они сыграли большую роль в уничтожении лесов и в замене их вторичными типами кустарниковой и кустарничково-травянистой растительности — маквисом, гаригой, фриганой и т. д. Другие домашние животные в меньшей степени употребляют в пищу листья деревьев и в большей — травы. Однако вместе с травами они обычно объедают и мелкий подрост древесных пород. Ч. Дарвин (1837) указывал, что в Англии вересковые пустоши не зарастают лесом потому, что молодые деревца (сосенки) все время обгрызает скот. Стоит только огородить участок пустоши, как он быстро зарастает лесом, так как молодые деревца с обгрызанными скотом верхушками, в изобилии растущие на пустошах, могут тогда развиваться беспрепятственно. Обгрызание козами бука (*Fagus silvatica*) в Крыму, Южной Франции приводит к тому, что это дерево приобретает кустарниковую форму, и только после того, как этот «кустарник» настолько разрастается в ширину, что коза не может дотянуться до его середины, начинает развиваться ствол дерева бука.

Вообще выпас скота в лесу приводит к смене мохового и травяно-кустарничкового покрова. Так, очень часто в сосновом бору, подверженном выпасу, вместо мхов и кустарничков из рода брусника, черника, голубика (*Vaccinium*) развиваются злаки — вейник (*Calamagrostis*) и др. Продолжительный интенсивный выпас может привести к постепенному изреживанию леса и к приобретению лесом паркового характера, а впоследствии и к смене леса так называемым материковым (суходольным) лугом, так как скот не дает развиваться подросту деревьев. Следует отметить, что выпас — не единственная причина возникновения материковых лугов; они могут появиться на месте леса и после вырубки или пожара в случае, если выросшую на лесосеке или гари травянистую растительность регулярно выкашивают или подвергают выпасу. В свою очередь, если на материковых лугах не делать выпаса или покоса, они обычно опять превращаются в леса.

Выпас животных на лугах обычно приводит к следующим последствиям.

Животные поедают не все растения подряд, поэтому при регулярном выпасе постепенно исчезают растения, привлекательные для скота, и разрастаются несъедобные — ядовитые, колючие, покрытые жесткими волосками и т. д. Кроме того, высокорослые растения с прямыми стеблями сменяются приземистыми, со стеблями, стелющимися по поверхности, или с розетками листьев, так как скот с трудом поедает такие приземистые растения.

Выпас, как правило, приводит к созданию условий большей сухости, к смене мезофильных растений ксерофильными, так как уплотняет поверхность почвы, делает ее сухой. Однако в некоторых случаях дело обстоит иначе: если весной скот пасут на лугах в то время, когда почва еще влажная, копыта животных уплотняют ее поверхность неравномерно; образуются повышенные участки, пре-

вращающиеся в кочки, и пониженные участки, в которых застаивается вода. В результате выпас может привести к заболачиванию луга.

Скот вместе со съеденными растениями выносит с лугов питательные вещества. Лишь часть этих питательных веществ возвращается почве луга с экскрементами, так как какое-то время суток животные проводят не на лугу, а в помещении или по дороге на луг и обратно. Количество питательных веществ, возвращаемых с экскрементами, зависит от системы выпаса. Кроме того, экскременты распределяются по лугу не равномерно, а пятнами, и именно к этим пятнам обычно приурочены растения, нуждающиеся в повышенном содержании азота в почве (нитратные или нитрофильные). Все это приводит к постепенному обеднению почвы материкового луга, правда, более медленному, чем при выкашивании, и к смене растений более требовательных к содержанию питательных веществ в почве менее требовательными.

В степях выпас приводит к постепенной смене менее ксерофильных растений более ксерофильными.

Стадии изменений растительного покрова степей и прерий под влиянием выпаса хорошо изучены. Помимо непосредственных наблюдений на естественных пастбищах американские фитоценологи широко применяли метод «постоянных квадратов» (Weaver and Clements, 1938). При этом на определенных площадях на многие годы исключали всякое воздействие млекопитающих на растительность путем огораживания мелкоячеистой металлической сеткой. На других площадях допускались грызуны при отсутствии скота (загородки с крупными отверстиями, сквозь которые может пролезть грызун, но не может проникнуть домашнее животное). Наконец, на третьих площадях растительность подвергалась воздействию и скота и грызунов. Результаты этих опытов весьма показательны и позволяют судить, каково влияние разных видов животных на растительность при неодинаковом режиме пастьбы и при той или иной нагрузке скота на пастбище. В качестве примера можно указать, что в одном из опытов укос трав при полной защите составлял в прерии в 1921 г. 221 *г/м²*, при потраве грызунами (луговыми собачками) — 23 *г/м²* и при потраве скотом и грызунами — 13 *г/м²*.

Злаки и осоки лучше сохраняются при выпасе домашних животных, чем двудольные многолетние травы, кустарники — лучше злаков и осок, а многие однолетние растения плохо выносят выпас, так как в этом случае не успевают принести семена. Однако некоторые однолетники, например спорыш (*Polygonum aviculare*), хорошо разрастаются на интенсивно выкошенных участках, особенно на так называемых сбоях.

Изменения, происходящие в растительном покрове более южных районов степей под влиянием выпаса (так называемая пасквальная, пастбищная дигрессия, по Высоцкому), таковы. Первыми еще при относительно слабом выпасе исчезают крупнодерновинные злаки, например ковыль (*Stipa*), и начинают преобладать мелкодер-

новинные злаки, например типчак (*Festuca*). При более сильном выпасе уже и типчак не может существовать и его место на пастбищах занимают мелкие степные кустарнички и полукустарнички, главным образом полынь австрийская (*Artemisia austriaca*), а южнее, на солонцеватых почвах, — и полынь серая (*A. incana*); на этой стадии вместе с полынями часто развивается в массе молочай Сегюра (*Euphorbia seguieriana*). Наконец, при еще более усиленном выпасе исчезают и полыни, и единственным господствующим растением становится мятлик луковичный (*Poa bulbosa* var. *vivipara*), который хорошо выносит вытаптывание, так как имеет в соцветии много луковичек, а при основании стеблей — укороченные луковицеобразные побеги, которые скот при вытаптывании разбрасывает и затаптывает в почву, а затем они прорастают.

При дальнейшем усилении выпаса даже луковичный мятлик выпадает и на выгоне растут лишь однолетники с распростертыми ветвями: лебеда татарская (*Atriplex tatarica*), спорыш (*Polygonum patulum*), рогоплодник песчаный (*Ceratocarpus arenarius*) и некоторые другие.

В тех местах, где скот топчется долгое время, например у водопоев, на местах ночевки и дневного отдыха, образуются так называемые толоки, т. е. площади, полностью или почти полностью лишенные растительности.

В более северных районах степей, где в растительном покрове господствует разнотравье и обильны корневищные злаки, стадии смены растительности при выпасе совершенно иные по видовому составу сменяющих друг друга растений, но общее направление смен то же самое — от более влаголюбивых к менее влаголюбивым видам.

В пустынях в результате скотобоя в первую очередь гибнут ксерофильные полукустарнички (Ротшильд, 1968). В пустынных формациях Приаралья можно выделить различные экологические варианты скотобоя: 1) развитие сообществ дерновинных злаков (условно называемое остепнением пустыни), 2) развитие псаммофильных (приуроченных к песчаным почвам) растений (псаммофитизация), 3) увеличение количества эфемеров, эфемероидов и летне-осенних однолетников (эфемеризация), 4) вселение крупных многолетников и колючих кустарников (забурьянивание).

При выпасе в песчаных пустынях скот разбивает поверхность песка, уничтожает связный растительный покров и приводит пески в движение. Многие исследователи, например Л. С. Берг (1905, 1908), считают, что барханы пустынь Средней Азии — в значительной степени вторичное явление. Они возникли на обширных площадях в результате деятельности кочевников с их огромными стадами домашних животных.

В степях выпас также вызывает эрозию, если пастбища приурочены к почвам легкого механического состава.

Сильная эрозия возникает при выпасе на горных склонах, особенно там, где выпадает много осадков. При этом любое оголенное место, тропинка, вытоптанная животными, очищенный ими от тра-

вы участок могут дать начало растущему оврагу. Поэтому к выпасу животных на горных склонах следует подходить с большой осторожностью.

В Крыму безлесие яйл представляет вторичное явление (Вульф, 1929). Сначала деревья уничтожали пастухи, затем многовековой усиленный выпас препятствовал лесовозобновлению. В результате возникли степеподобные травянистые сообщества, а местами очень изреженные фитоценозы. Поверхность яйл обнажилась, карстовые процессы усилились. Это вызвало потерю влаги, уходящей в карстовые воронки и трещины, создало более засушливые, чем раньше, условия и вместе с вырубкой лесов на склонах гор резко нарушило режим крымских рек и источников. В результате этого населенные пункты Южного берега Крыма испытывают острый недостаток пресной воды.

В настоящее время в Крыму проводится туннель для подачи воды с северного склона гор на южный.

ВЫКАШИВАНИЕ

Название, которое Ж. Браун-Бланке (Braun-Blanquet, 1928) дал косе — «железный зуб человека», можно применить и к современным косилкам. Однако этот зуб действует иначе, чем зуб домашнего животного. Косилка срезает все растения подряд на одной и той же высоте, а животные поедают растения выборочно и подгрызают их на разных высотах. Выкашивание происходит в определенные, обычно короткие сроки, чаще всего раз в году (реже два или три раза), а выпас длится более или менее значительный период. Поэтому поверхностные горизонты почвы уплотняются при выкашивании в значительно меньшей степени, чем при выпасе.

На лугу могут произрастать многие расы одного и того же вида. В результате сенокошения из этих рас сохраняются обычно или те, которые заканчивают цветение и плодоношение до сенокоса, или те, которые ко времени сенокоса еще слабо развиты, поэтому не срезаются, а начинают цвести позже сенокоса. Таким образом, возникают две расы или два круга рас: ранние и поздние. Как показали исследования Н. В. Цингера, такое расообразование имеет место у однолетних растений из родов погремок (*Alectorolophus*), марьянник (*Melampyrum*), очанка (*Euphrasia*) и др.

Влияние сенокошения сходно с влиянием выпаса в том отношении, что в обоих случаях в результате отчуждения растительной массы почва обедняется питательными веществами. Кроме того, на материковых лугах уничтожение подроста мешает восстановлению леса. Появление мхов на материковых лугах, используемых под сенокос, вероятно, в значительной степени связано с обеднением почвы питательными веществами. При соответствующих гидрологических условиях (неглубокое залегание грунтовых вод, относительное обилие осадков) развитие мохового покрова на лугах ведет к их заболачиванию. На материковых выгонах мхи не образуют сплошного покрова, потому что поверхность почвы вытаптывает

скот. Влияние сенокошения на растительность перелогов показано на рис. 107.

Многие исследователи считают, что не только материковые, но и поемные луга, во всяком случае в лесной полосе умеренного пояса, представляют собой вторичное явление и возникли на месте существовавших в поймах рек и ныне вырубленных лесов. Вновь возникнуть в поймах леса не могут из-за сенокошения. Это, вероятно, реально для лугов по долинам не очень больших и мелких рек. Поэтому такие поемные луга следует считать полукультурными сообществами: они возникли при участии человека и существуют под контролем его хозяйственной деятельности, но обычно без применения каких-либо специальных мелиоративных мероприятий. В поймах очень крупных рек росту лесов в ряде случаев препятствуют продолжительные разливы рек, ледоход. Может быть, естественными являются луга рек Крайнего Севера, а также степной полосы, где почвы поймы часто засолены.

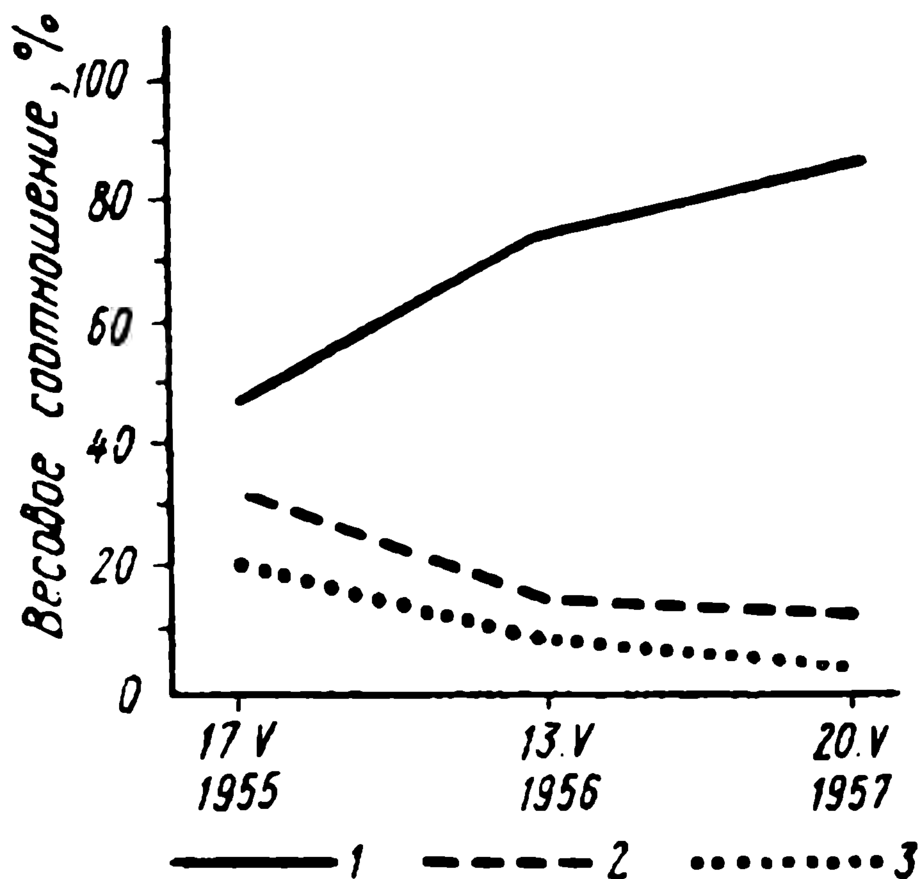


Рис. 107. Влияние скашивания на весовое соотношение (в %) групп растений на переложном степном пастбище, совхоз «Ленинский» Ленинского района Крымской обл. (по Поповой):

1 — верблюдка (*Centaurea diffusa*), 2 — разнотравье, 3 — злаки

Человек может изменять продуктивность сенокосных лугов и пастбищ, внося удобрения, проводя поверхностное рыхление почвы, уничтожая сорняки, подсевая кормовые травы, срезая кочки. Все эти вмешательства в жизнь естественных или полукультурных фитоценозов улучшают аэрацию почвы, обогащают почву питательными веществами, вводят новых конкурентов в травостой и тем самым изменяют условия существования растений, свойственных лугам и пастбищам, т. е. прямо или косвенно меняют состав фитоценоза. Такое вмешательство должно быть тщательно продуманным, иначе, как и в случае подсева и подсадки растений в естественные фитоценозы лесов, степей, пустынь, ход изменений этих фитоценозов может оказаться совершенно неожиданным для человека.

ОСУШЕНИЕ

Использование заболоченных пространств для нужд лесоводства и сельского хозяйства предполагает их осушение, которое проводят чаще всего открытыми канавами или подземными дренами. Од-

но только осушение без всяких дополнительных мероприятий резко меняет состав растительного покрова. В заболоченных лесах и на лесных болотах оно резко улучшает качество леса, повышая ценность древесины в 2—2,5 раза и увеличивая ее прирост. Болота с корявой сосной после осушения довольно скоро зарастают прямоствольным сосновым лесом. Низинные травяные болота после осушения обычно сменяются лугами. Медленнее преобразуются верховые сфагновые болота с мощным слоем торфяной залежи. Лишь после минерализации этой залежи сфагновые болота могут смениться лугами и лесами.

Для сельскохозяйственного использования болотных площадей одновременно с осушением или непосредственно после него проводят культуртехнические работы: удаление кустарников, раскорчевку пней, распашку, внесение удобрений, а в тех случаях, когда это необходимо, например на верховых болотах, — известкование, благодаря чему бывшие площади болот дают высокие урожаи огородных, кормовых и полевых культур (так, на мелиорированных низинных болотах рожь дает урожай до 50 *ц/га*).

В южных районах осушение солончаковых земель преобразует их в солонцеватые почвы с соответствующей этим почвам растительностью. Поэтому осушение здесь сочетают с промыванием почв, после чего они могут стать пригодными для сельскохозяйственного освоения.

В последнее время к проблеме мелиорации болот подходят комплексно. В некоторых случаях по тем или иным причинам целесообразнее сохранить болотные массивы, а не осушать их. Это связано с ролью болот как источника водоснабжения рек, с концентрацией на них ценной дичи, с использованием дикорастущих ягодных растений, часто богатых витаминами, и проч.

ОРОШЕНИЕ И ОБВОДНЕНИЕ

Орошением называют искусственное увлажнение почвы для получения высоких и устойчивых урожаев сельскохозяйственных культур. Обводнение — это устройство водных источников (колодцев, прудов, каналов и других водоемов), дополняющих естественную речную сеть и предназначенных для водоснабжения. Огромные работы по орошению и обводнению, проводящиеся в районах с недостаточным естественным водоснабжением, значительно изменяют растительный покров. В результате орошения ксерофильные фитоценозы сменяются мезофильными и гигрофильными. Вдоль оросительных каналов часто очень хорошо развивается древесно-кустарниковая растительность. Л. Е. Родин (1961) пишет: «Ни одна из форм вмешательства человека в природу не принесла столь резких изменений, как орошаемое земледелие, на базе которого были созданы совершенно новые ландшафты — «оазисы». И действительно, в оазисах орошаемые поля сочетаются с садами, виноградниками, древесными посадками вдоль каналов, арыков, с парками, с уцелевшими участками тугайных лесов, зарослей тростника, пустынной

растительности. При этом все естественные сообщества испытали весьма существенное влияние со стороны хозяйственной деятельности человека и преобразованной человеком среды. В оазисах свой температурный режим, особый режим влажности воздуха и почв, свой ритм развития растений, свое животное население и т. д.

Для орошаемого земледелия в засушливых районах характерно вторичное засоление. Особенно опасны в этом отношении рисовые поля, возделываемые при сплошном длительном затоплении. Отмечены случаи, когда поля риса площадью 3 *га* вызывали засоление на площади в 7 раз большей.

При этом уровень грунтовых вод в результате орошения повышается, влага, испаряясь, подтягивает соли к поверхности почвы, и на месте слабозасоленных или незасоленных почв развиваются вторично засоленные почвы с соответствующей им растительностью. Высокая гигроскопичность солончаков способствует их длительному существованию — они улавливают атмосферную влагу и поэтому поддерживают восходящий ток капиллярных растворов. Поэтому такие земли или выключают из хозяйственного использования или тратят много средств на мелиорацию, чего можно было бы избежать, применяя правильную систему орошения.

Прекращение орошения вызывает ряд смен растительности на залежных, ранее орошавшихся участках. Эти смены зависят от условий. При высоком уровне грунтовых вод и значительной степени их минерализации в связи с начавшимися процессами поверхностного засоления в пустынях Средней Азии сначала появляются растения, способные существовать и на засоленных и на незасоленных почвах: карелиния каспийская (*Karelinia caspica*), солянка древовидная (*Salsola dendroides*), ажрек прибрежный (*Aeluropus littoralis*) и др. Затем их сменяют более солевыносливые растения, например сарсазан (*Halocnemum strobilaceum*), сохраняющиеся длительное время.

При среднем уровне пресных грунтовых вод на залежи сначала поселяются сорняки: свинорой (*Cynodon dactylon*), вьюнок полевой (*Convolvulus arvensis*), затем на них восстанавливается тугайная растительность с тополем-турангой (*Populus diversifolia*), гребенщиками (виды *Tamarix*), лохом (*Eleagnus angustifolia*), тростником (*Phragmites communis*), ломоносом (*Clematis orientalis*) и др.

Наконец, при постепенном падении уровня грунтовых вод после стадии господства сорняков залежь заселяет верблюжья колючка (*Alhagi persarum*, *A. canescens*), часто образующая почти чистые заросли, а затем итсегек (*Anabasis aphylla*). Еще позже, когда грунтовые воды уйдут глубже корнедоступных горизонтов почвы, поселяются растения с поверхностными корневыми системами, довольствующиеся атмосферным увлажнением. Это солянка жестколистная (*Salsola rigida*), реже биюргун (*Anabasis salsa*). Обводнение приводит к значительным изменениям растительного покрова в сторону преобладания гигрофильных (влаголюбивых) видов. Так, в результате обводнения в умеренном поясе широко распростра-

няются тростник (*Phragmites communis*), клубнекамыш морской (*Bolboschoenus maritimus*), виды ситника (*Juncus*) и многие другие виды, поселяющиеся по берегам водоемов, а также водные растения — рдесты (виды *Potamogeton*), роголистники (виды *Ceratophyllum*), ряски (виды *Lemna*) и др.

Длительное существование орошаемого земледелия в пустынях в предшествующие исторические эпохи привело к широкому развитию такыров — плоских глинистых равнин, почти лишенных высших растений и покрытых коркой, растрескивающейся на многоугольники.

ДЕЙСТВИЕ ДЫМОВ, ГАЗОВ И ДРУГИХ ВРЕДНЫХ ПРИМЕСЕЙ В ВОЗДУХЕ

По мере развития промышленности в воздух выбрасывают все большее количество вредных газов и дымов. Если до появления промышленных предприятий атмосфера была обогащена вредными примесями только вокруг действующих вулканов, гейзеров и близ выхода на поверхность нефти, то в настоящее время воздух загрязнен во многих районах земного шара. Так, по В. Г. Антипову (1957), одно из исследованных им химических предприятий выбрасывало в воздух такие концентрации загрязнителей (в *мг* на 1 $м^3$): метан — 18,4, этилен — 2,62, ацетон — 1,75, уксусная кислота — 1,1. Многие предприятия загрязняют атмосферу углем, сажей, копотью, гарью и хлором; выделяют окислы азота, сернистый ангидрид, хлорэтил, этилен, бензол и др.

Г. Вальтер (Вальтер-Алехин, 1936) указывает, что примеси, содержащиеся в атмосфере, могут оказывать на растение прямое или косвенное влияние (последнее — путем изменения химизма почвы).

Растения особенно восприимчивы к воздействию SO_2. Примесь этого газа в количестве 1/50000, а по некоторым данным, даже 1/1000000 при более или менее продолжительном воздействии вызывает опадение листьев у деревьев. Особенно чувствительны к этому газу хвойные. Лиственные породы, в том числе вечнозеленые, страдают меньше.

Из травянистых растений весьма чувствительна фасоль, из споровых — лишайники, которые полностью отсутствуют в окрестностях промышленных центров. Лишайники служат надежным показателем степени загрязненности воздуха газами промышленных предприятий. В. Г. Антипов (1970) приводит списки, включающие 11 видов и форм голосеменных, 87 видов и форм покрытосеменных деревьев и кустарников, рекомендуемых для использования при значительном загрязнении атмосферного воздуха. К ним относятся гинкго (*Ginkgo biloba*), можжевельники (*Juniperus sabina, J. virginiana*), лиственницы (*Larix leptolepis, L. sukaczewii*), ели (*Picea engelmannii, P. pungens*), тиссы (*Taxus baccata, T. cuspidata*), туя (*Thuja occidentalis*), а также клены (*Acer campestre, A. ginnala,*

A. dasycarpum), боярышники (*Crataegus altaica, C. monogyna, C. rotundifolia, C. sanguinea*), тополя (*Populus alba, P. berolinensis, P. deltoides, P. nigra*), осина (*Populus tremula*), крушина (*Rhamnus cathartica*), ивы (*Salix acutifolia, S. alba, S. caprea, S. fragilis*), бузины (*Sambucus nigra, S. racemosa*), липа (*Tilia tomentosa*), калины (*Viburnum lantana, V. lentago, V. opulus*) и др.

Для создания газонов на территориях с сильно загрязненным атмосферным воздухом автор рекомендует 14 видов, в том числе пырей (*Agropyron repens, A. tenerum, A. desertorum*), полевицу (*Agrostis alba*), костры (*Bromus erectus, B. inermis*), ежу (*Dactylis glomerata*), овсяницы (*Festuca rubra, F. ovina*), тимофеевку (*Phleum pratense*), мятлики (*Poa trivialis, P. pratensis*), люцерну (*Medicago falcata*), клевер (*Trifolium pratense*).

По наблюдениям В. Г Антипова (1957), под влиянием газов и дымов сдвигаются фазы сезонного развития растений. Так, у большинства деревьев и кустарников запаздывают сроки развертывания почек (у некоторых видов — до 17 дней), запаздывает полное облиствение (у некоторых видов — до 36 дней), а также цветение, конец цветения. Однако плоды созревают и осыпаются раньше (хотя количество их уменьшается), и раньше наступает осеннее пожелтение листвы (у некоторых видов — на 41 день) и листопад (у некоторых видов — на 52 дня). Таким образом, вегетационный период у разных видов оказывается короче на 20—69 дней. В связи с этим вопрос о подборе для районов промышленных предприятий и крупных городов с бытовым загрязнением атмосферы таких видов деревьев и кустарников, которые бы меньше страдали от дыма и газов, весьма актуален.

На передовых промышленных предприятиях устанавливают газо- и пылеуловители. Улавливаемые продукты обычно представляют значительную ценность, и человек может их использовать. Воздействуя на одни виды в большей степени, на другие — в меньшей, промышленные дымы и газы изменяют состав, структуру и сезонную ритмику фитоценозов.

Пока еще не очень ясен вопрос о влиянии на растительный покров продуктов атомного распада, накапливающихся в атмосфере. Известно, например, что в лишайниках в значительных количествах концентрируется радиоактивный стронций.

СОЗДАНИЕ РУДЕРАЛЬНЫХ МЕСТООБИТАНИЙ И ОТВАЛОВ

В результате многообразной деятельности человека возникают местообитания, не свойственные ненарушенной человеком природе — так называемые рудеральные, или мусорные. Такие местообитания обычны в селениях, вдоль дорог, по межам полей. Их характеризует прежде всего повышенное содержание азота, так как они всегда богаты полуперегнившими и сгнившими растительными остатками. Поэтому в этих местообитаниях особенно часто поселяются так называемые нитрофильные растения.

Типичный представитель нитрофильных растений — крапива двудомная (*Urtica dioica*), которая, как указывает Г. Вальтер (Вальтер — Алехин, 1936), вообще не растет на почвах с содержанием нитратов менее 40 *мг/л*. Интересно, что в природных условиях это растение встречается либо в ольшатниках, где микроорганизмы, живущие на корнях ольхи, обогащают почву азотом, либо в зарослях тростника (*Phragmites communis*), где весьма обильны мертвые органические остатки, образующие род торфа.

Сходство рудеральных местообитаний, выражающееся в богатстве нитратами и другими соединениями азота, влечет за собой сходство их флоры, в которой заметную роль играют космополитные (встречающиеся на значительной части суши земного шара) растения. Однако отдельные рудеральные местообитания отличаются содержанием в почвах различных солей, прежде всего солей щелочных металлов — натрия и калия, степенью увлажнения почвы, климатическими особенностями. Поэтому наряду с космополитами здесь произрастает значительное число видов локальных (местных). Сообщества рудеральных растений в различных географических регионах резко отличны друг от друга.

Отвалы, образующиеся при открытых разработках полезных ископаемых, а также терриконы, представляющие собой кучи выброшенной из шахт породы, имеют огромную массу и нередко занимают значительные площади. Отрицательное воздействие открытых разработок распространяется на прилегающие территории, значительно превосходящие по площади сами выработки. В США имеется 1,3 млн. *га* полностью разрушенных земель, что составляет 0,14% всей площади страны; из них лишь около трети заросло естественной растительностью или рекультивировано. В Великобритании нарушенные земли составляют 0,3% территории (60000 *га*), в ГДР — также 60000 *га*, в Польше — более 50000 *га*, в Чехословакии — более 20000 *га*. В СССР на нужды разработок полезных ископаемых, которые на три четверти будут производиться открытым способом, предполагается ежегодно изымать 30—35 тыс. *га* земельных угодий.

Рекультивация отвалов затрудняется тем, что выброшенные на поверхность грунты нередко оказываются токсичными.

Лесной рекультивации отвалов или их сельскохозяйственному освоению должна предшествовать подготовка поверхности отвалов. Сюда входит разравнивание и планировка, устройство дренажа, применение различных химических веществ для мелиорации токсичных горных пород, нанесение на поверхность выровненных отвалов плодородных пород и почв (в тех случаях, когда заблаговременно убранные почвы сохраняются до окончания горных работ) и пр.

Ведение лесного хозяйства на отвалах характеризуется тем, что сначала создаются мелиоративные насаждения из быстрорастущих, экологически нетребовательных пород, а затем эти породы постепенно заменяют более ценными. Главной мелиоративной по-

родой в Европе является ольха, в США — белая акация (Зайцев, 1970).

Работы по фитомелиорации отвалов и терриконов в настоящее время стали одним из важнейших разделов восстановления нарушенных деятельностью человека ландшафтов. Успешное озеленение промышленных и населенных пунктов возможно лишь во всеоружии знания законов формирования фитоценозов на рудеральных участках и отвалах.

СОЗДАНИЕ КУЛЬТУРНЫХ ФИТОЦЕНОЗОВ

Земледелие — древнейшая отрасль человеческого хозяйства. Системы земледелия очень многообразны, однако типов культурных фитоценозов (даже с учетом стран, имеющих примитивные системы земледелия) не очень много.

1. Однолетние посевы и посадки растений, одновидовые (зерновые культуры, хлопчатник, картофель, батат, лен, конопля и пр.). Сюда относят и некоторые культуры многолетних растений (например, картофель и батат), если растения при уборке урожая уничтожаются целиком в первый же год.

2. Многолетние посевы травянистых растений, одновидовые (например, посевы многолетних трав — клевера, люцерны, житняка, бескорневищного пырея, в субтропиках — лимонного сорго и др.).

3. Травосмеси однолетние (например, посев смеси вики с овсом на корм скоту).

4. Травосмеси из однолетнего и многолетнего растений (например, посевы овса с клевером), дающие в первый год урожай однолетнего компонента, а в несколько последующих лет — урожай многолетника.

5. Травосмеси многолетние (например, посев смеси многолетних злаков с клевером). Сюда же относятся сеяные луга и газоны.

6. Плантации и сады, в которых обычно сажается по одному виду кустарника или дерева (яблоня, груша, банан, малина и т. д.).

7. Смешанные плантационные древесно-кустарниковые и древесно-травяные насаждения (например, сочетание плодовых деревьев и кустарников или сочетание бананов или кофейного дерева на плантациях субтропических и тропических районов, или плодовые сады с овощами и клубникой, иногда с кормовой травой — люцерной между деревьями и проч.). Встречаются и в СССР, более широко распространены в Италии и некоторых других странах.

8. Искусственные древесные или древесно-кустарниковые насаждения, высаживаемые или высеваемые с целью защиты полей или для получения древесины.

Последняя группа культурных фитоценозов отличается от остальных тем, что после посева или посадки деревьев и кустарников и определенного периода ухода за ними человек в дальнейшем ограничивается санитарными рубками, рубками ухода и пр., иногда (в лесополосах) производит ремонт насаждения, в результате чего в этих фитоценозах начинают играть большую роль борьба за су-

ществование и естественный отбор. Поэтому определенные виды деревьев и кустарников могут полностью выпасть из древостоя и подлеска, в травостой внедряются различные местные виды трав, изменяются почвенные условия. Если лес или лесная полоса состоят из местных пород, то, как указывал Л. Г. Раменский (см. выше), может произойти постепенная конвергенция с естественными лесами. Если же лес образован экзотическими древесными породами, как, например, в южных районах СССР — белой акацией (*Robinia pseudacacia*), гледичией (*Gleditschia triacanthos*) и др., то можно наблюдать постепенное приспособление местных видов травянистых растений и кустарников к жизни под пологом ранее чуждых им деревьев. По особенностям развития к лесным посадкам близки те насаждения кустарников, а иногда и деревьев, которые служат для закрепления песков в аридных областях.

Наименее эффективно использование питательных веществ растениями в одноярусных, тем более в одновидовых посевах и насаждениях. Значительно больший хозяйственный эффект должны дать сочетания различных по своим экологическим особенностям групп растений. Именно на пути создания таких древесно-кустарниково-травяных растительных сообществ можно ожидать наибольших успехов в приближении к максимально полному использованию всех возможностей местообитания. Однако такой путь связан с необходимостью разработки новых агротехнических приемов для механизированной посадки или посева, уборки неодновременно созревающих культур разной высоты.

Хотя культурные фитоценозы (поля, сады, огороды и пр.) в основном связаны с деятельностью человека, однако, за долгий срок их существования ряд сорняков выработал особые приспособления, позволяющие им сохраняться, несмотря на борьбу с ними. Сорняки приспосабливаются и к агротехническим приемам, и к экологическим особенностям культурного растения. Из числа приспособлений наиболее важны сходство семян сорняка с семенами культурного растения, способность к быстрому воспроизведению вегетативным или генеративным путем, особенности ритма развития, позволяющие сорняку или давать семена до уборки урожая, или начинать развитие семян уже после уборки, способность конкурировать с культурными растениями и многие другие. В культурных фитоценозах подбираются и стойкие виды паразитических растений — цветковых и грибов, поражающих посевы и посадки.

ОХРАНА РАСТИТЕЛЬНОГО ПОКРОВА

В настоящее время, пожалуй, невозможно найти на земном шаре участок, не измененный в той или иной степени человеком. Исчезли многие виды растений, сместились области распространения других. Целый ряд растительных сообществ уничтожен, другие сократили свои ареалы (области распространения).

Такое состояние природы требует мер охраны. Охрана природы, в частности растительных ресурсов, необходима и для того, чтобы

не исчерпать эти ресурсы в ближайшие годы и передать будущим поколениям природу не обедненной, а обогащенной. Следует иметь в виду, что ассимиляция CO_2 зелеными растениями — практически единственный путь изъятия ее из атмосферы, в то время как все возрастающее выделение CO_2 в результате деятельности промышленных предприятий, теплоцентралей и прочего ведет к заметному увеличению его концентрации в атмосфере, что в свою очередь может вызвать далеко идущие изменения условий жизни человека, в частности климата. Охрана необходима и потому, что законы развития растительного покрова можно познать лишь на участках, не измененных деятельностью человека. Из этого следует, что охрана природы, в частности растительности, включает охрану на эксплуатируемой территории и организацию заповедников, где запрещена хозяйственная деятельность человека.

В СССР отношение человека к природным ресурсам регламентируется законами об охране природы, принятыми Верховными Советами всех союзных республик, а также законами об охране земель, охране вод и о здравоохранении (в последнем уделяется значительное внимание вопросам охраны атмосферы).

Леса СССР поделены на три группы. К первой отнесены полезащитные и почвозащитные насаждения, степные колки и ленточные боры Западной Сибири, леса государственных заповедников, леса зеленых зон вокруг городов и промышленных центров, курортные леса, насаждения защитных полос по берегам рек и других водоемов и запретные полосы вдоль шоссе и железных дорог. Ко второй группе отнесены леса тех районов, где ощутим их недостаток, к третьей — леса лесоизбыточных районов. В лесах первой группы допускаются лишь рубки ухода и лесовосстановительные, в лесах остальных двух групп — рубки, не превышающие годичного прироста древесины.

Взят под охрану ряд наиболее интересных участков природы. Академией наук СССР разработан проект создания такой сети заповедников, которая охватила бы все зоны и географические области СССР.

Таким образом, человек — наиболее мощный из всех современных экологических факторов, воздействующих на растительность. Современная эпоха — эпоха технической революции и демографического взрыва — характеризуется особенно мощным воздействием человека на природу, в частности на растительный покров. Лишь знание последствий этого воздействия может помочь предотвратить его катастрофические последствия.

ГЛАВА 9
ДИНАМИКА РАСТИТЕЛЬНОГО ПОКРОВА

Как растительный покров в целом, так и слагающие его фитоценозы никогда не остаются одинаковыми. Меняются и условия существования растительности, вызывая изменения растительного покрова, и сам растительный покров независимо от изменений условий существования (онтогенетические изменения, эволюция видов, образующих растительные сообщества, и т. д.). Следует различать изменения в пределах одного фитоценоза, не приводящие к последовательной смене эдификаторов сообщества, к резким изменениям его видового состава, структуры и других особенностей, и изменения, выражающиеся в смене одних сообществ другими. Несомненно, изменения второго рода подготавливаются изменениями, протекающими в пределах определенного фитоценоза, хотя и качественно отличны от них. Первые изменения фитоценозов В. Н. Сукачев (1942) предложил называть динамикой фитоценозов, вторые — смену одного фитоценоза другим — динамикой растительного покрова.

В растительном сообществе можно выделить следующие типы изменений (Александрова, 1964): 1) суточные, связанные с суточной ритмикой жизнедеятельности растений, образующих фитоценоз; 2) сезонные, определяемые особенностями ритма развития видов, образующих фитоценоз; 3) погодичные или разногодичные (флюктуационные) изменения, определяемые изменением по годам метеорологической обстановки, интенсивности и особенностей деятельности животных, обитающих в фитоценозе, а также урожайности семян, развития вегетативной массы растений, образующих фитоценоз, и других особенностей биотопа и биоценоза, меняющихся по годам; 4) возрастные, вызываемые изменением возрастной структуры популяций растений, образующих фитоценоз, в частности возрастными изменениями эдификаторов в процессе прохождения ими стадий онтогенеза; 5) изменения, определяемые непрерывно идущими процессами возобновления, в частности замена одних особей, отмирающих, другими, развивающимися, что приводит к изменению сочетаний отдельных видов и микроценозов в пределах фитоценоза; 6) изменения, обязанные своим происхождением микроэволюции видов растений, постоянно совершающейся в пределах фитоценозов.

Рассмотрим эти разные проявления динамики фитоценоза.

Суточные изменения в жизни фитоценоза выражаются в изменениях интенсивности транспирации, дыхания, фотосинтеза, в суточных движениях цветков и листьев, в ритме открывания и закрывания цветков. Эти изменения имеют ритмичный характер и в значительной степени определяются особенностями фитоклимата, создаваемого растительным сообществом.

Сезонные различия в сроках прохождения фенологических фаз разными видами постоянно наблюдаются в фитоценозах, ослабляясь или прекращаясь в неблагоприятные периоды (зима, сухой период) и усиливаясь в остальную часть года. Эти изменения позволяют существовать совместно большему числу видов растений, чем в том случае, если бы они развивались одновременно. В гл. 4 было указано, что эти изменения особенно резки тогда, когда изменяется не только метеорологическая обстановка, но и эдафические условия. В последнем случае различные аспекты могут выглядеть как разные фитоценозы, хотя повторение этих «смен» из года в год свидетельствует о том, что здесь речь идет именно об одном и том же фитоценозе. Эти изменения могут рассматриваться как проявления структурных особенностей фитоценоза («ярусность во времени», по выражению В. В. Алехина).

Флюктуационные (погодичные или разногодичные) изменения связаны с различиями в особенностях условий среды существования фитоценоза в разные годы. Их характерными признаками, по Т. А. Работнову (1968), служат: обратимость изменений растительности, или, точнее, возврат к состоянию, близкому к исходному, их ненаправленность, т. е. различная ориентированность изменений в отдельные годы, устойчивый флористический состав и отсутствие эффективных инвазий — внедрения новых доминантов, ведущего к направленным сменам сообществ.

Не всякое ненаправленное изменение фитоценоза является флюктуационным, а лишь такое, при котором флористический состав оказывается устойчивым. Поэтому смены растительного покрова на днищах высохших озер, имеющие многолетнюю периодичность, относятся к сменам одного фитоценоза другим, а не к флюктуационным. Наземная растительность, развивающаяся на днище сухого озера, не имеет практически ничего или почти ничего общего с той водной растительностью, которая была характерна для озера в годы наполнения его водой. Более того, если семена и корневища водных растений могут существовать несколько лет в грунте озер после их высыхания, то диаспоры наземных растений попадают на высохшее днище только после ухода воды. Это свидетельствует о том, как трудно провести границу между флюктуационными изменениями одного фитоценоза и ненаправленными сменами одного фитоценоза другим. Так, смены растительности на вырубках или на залежах, приводящие к восстановлению коренной растительности, считают сукцессионными. Полагают, что необратимость — обязательное свойство любой сукцессии. По-видимому, признаками флюктуации следует считать не только обратимость изменений, но и их глубину: если в фитоценозе сохраня-

ются основные компоненты, хотя бы в латентном состоянии, то это флюктуация. Если же одни компоненты сменяются другими, то речь идет о смене одного фитоценоза другим. Предложенный Т. А. Работновым (1968) критерий — продолжительность периода изменений — применим не во всех случаях. Так, по Работнову, все ненаправленные изменения, цикл которых короче циклов солнечной активности, должны быть отнесены к флюктуациям. Однако изменения растительности южноукраинских подов, описанные И. К. Пачоским (1917, 1925), связанные с циклом активности солнечных пятен, при которых более влаголюбивые растения и растения более ксерофильные, «по очереди» находятся то в покоящемся состоянии, то в активном, несомненно, представляют собой флюктуации, а упомянутые изменения растительности на днищах высохших озер, имеющие в общем ту же или несколько большую длительность цикла, должны быть отнесены к сукцессиям.

Флюктуации, по Работнову, могут вызываться погодичными изменениями метеорологических и гидрологических условий и различиями в воздействии человека. Эти первичные причины влияют не только на саму растительность, но и на животных и микробов, изменения которых также могут стать причинами (уже вторичными) флюктуаций.

По степени выраженности Т. А. Работнов различает флюктуации: а) скрытые, обнаруживающиеся лишь при точных учетах и не имеющие существенного значения для жизни фитоценозов; б) осцилляторные (осцилляции) — краткосрочные (длительностью 1—2 года) изменения в соотношении компонентов и в продукции; в) дигрессионно-демутационные — более продолжительные (длительностью 3—10 лет), вызываемые более глубокими изменениями условий и обязательно сопровождающиеся, как полагает Т. А. Работнов, массовым отмиранием одного или нескольких компонентов и соответственно разрастанием эксплерентов. Следует указать, однако, что глубокие изменения климатических или гидрологических условий могут сопровождаться не отмиранием компонентов, а их переходом в состояние вторичного покоя; поэтому гибель компонентов — не обязательный признак этого типа флюктуации.

Выраженность флюктуаций определяется глубиной изменений условий среды, которые в общем более значительны в аридных областях по сравнению с гумидными, и в фитоценозах, образованных деревьями по сравнению с травянистыми фитоценозами.

В фитоценозах имеют место также изменения, связанные с изменениями возрастного состава популяций, в частности с онтогенезом эдификаторов. Т. А. Работнов (1950) указывает, что отдельные особи, входящие в состав популяции вида, в связи с различиями в возрасте и жизненном состоянии сильно отличаются друг от друга по массе подземных и надземных органов и по интенсивности влияния на среду и другие растения. Следовательно, роль вида в фитоценозе определяется не только его численностью, экологическими особенностями, но и возрастным составом его популяции. А так как возрастной состав год от года не остается одинако-

вым, изменяются и особенности фитоценоза. Слабые изменения условий произрастания какого-либо вида сказываются преимущественно на численности ювенильной части его популяции, а более глубокие изменения резко влияют на количество генеративных особей, и многие экземпляры взрослых растений находятся в вегетативном состоянии и т. д.

Внешними условиями существования вида в фитоценозе определяется и длительность прохождения им возрастных стадий, и урожайность семян.

Б. П. Колесников (1968) указывает, что онтогенетические смены лесных фитоценозов сопровождаются существенными изменениями структуры и состава сопутствующих пород древостоя и нижних ярусов при сохранении лесообразующего значения господствующей (главной) породы. Эти смены протекают «внутри» лесной ассоциации (типа леса) и охватывают промежуток времени, как минимум, равный продолжительности жизни одного поколения лесообразующей породы (40—300 лет в подавляющем большинстве типов леса умеренного пояса). Эти онтогенетические смены определяются изменениями режимов средообразующих факторов, которые, однако, не выходят за пределы определенной нормы, соответствующей лесорастительным условиям, подходящим для данного типа леса. В пределах смен различают закономерное повторение определенных морфологически однородных стадий (этапов), образующих онтогенетический ряд. Циклы онтогенетических смен лесообразующей породы, повторяясь из поколения в поколение, постепенно накапливают изменения в режиме лесорастительных условий, что может привести к необратимым сменам типов леса.

Примерами онтогенетических изменений могут служить развитие лесного сообщества от стадии молодняка до приспевающего и спелого леса, сопровождающееся не только изменением возраста дерева-эдификатора, но и соответствующими изменениями фитосреды и соотношений компонентов растительного покрова (не выходящими за рамки одного фитоценоза, например ельника-кисличника), а также изменения возрастного состава доминирующих растений на лугах или в степях, сопровождающиеся соответствующими сменами сопутствующих видов.

С онтогенетическими изменениями тесно переплетаются изменения, связанные с процессами возобновления внутри сообществ, в частности с заменой отмирающих особей другими, и нередко проявляющиеся в смене микроценозов. Так, П. Ричардс (1961) одной из характерных особенностей тропического леса считает непрерывные год от года изменения в расположении отдельных видов деревьев в древостое. Он указывает, что когда в тропическом дождевом лесу отмирает дерево какого-либо вида, то на его месте вырастает чаще всего дерево другого вида, так как число лесообразующих видов деревьев очень велико и для экземпляра того же вида вырасти на месте погибшего дерева очень мало шансов. Поэтому если осмотреть участок леса через 20—25 лет,

расположение деревьев будет в значительной степени иным, чем ранее.

Естественно, что вслед за сменой вида дерева меняется и связанный с его экологическими особенностями микроценоз. Точно так же обильное семенное возобновление приводит к развитию значительного количества проростков, что меняет условия существования растений травяного и мохового ярусов и, следовательно, вызывает изменения в микроценозах, входящих в состав леса. Однако такие смены, связанные с возобновлением эдификаторов, наблюдаются не только в лесных сообществах. Как указывает Т. А. Работнов (1950), на лугах периоды, когда отмирание взрослых особей не выражено или выражено слабо, чередуются с периодами массового их отмирания. Периодическое массовое отмирание взрослых особей, связанное с метеорологическими аномалиями, массовыми размножениями вредителей и т. п., приводит к массовому развитию новых особей как того же самого, так и других видов и к их приживанию в фитоценозе.

Наконец, нельзя не считаться с процессами микроэволюции видов, образующих фитоценоз. В фитоценозе постоянно меняется среда, что вызвано накоплением в почве органических остатков растений и минеральных соединений, образовавшихся в результате разложения органических веществ, роста растений, изменяющего их ярусное положение, конкуренции между растениями, перемены в сочетании микроценозов и т. п. В результате в популяциях видов растений, образующих фитоценоз, идет непрерывный естественный отбор по изореагентам, которые обычно состоят из одного или нескольких биотипов, по-разному реагирующим на особенности природных условий. Эта перемена состава изореагентов влияет на морфофизиологические свойства растений, что в свою очередь вызывает изменения особенностей фитоценоза.

Все эти изменения растительности происходят в пределах одного фитоценоза. В то же время эти изменения могут выйти за пределы одного фитоценоза: разногодичные изменения при увеличении амплитуды колебаний условий существования могут перейти в смены одного сообщества другим; процессы микроэволюции, вызывающие изменения в пределах одного фитоценоза, лежат в основе макроэволюции, приводящей к смене одного фитоценоза другим; смены, вызванные возобновлением, при гибели большей части генеративных особей того или иного вида способны привести к смене фитоценозов.

Смены растительного покрова можно классифицировать. Прежде всего различаются ненаправленные и направленные смены. Первые представляют собой дальнейшее углубление процесса погодичных (разногодичных) изменений в пределах фитоценоза. Направленные смены, или сукцессии, представляют собой такие необратимые изменения растительного покрова, при которых одни сообщества сменяются другими. Сукцессии в свою очередь подразделяются на кратковременные (частные), вековые (общие) и филоценогенез (эволюцию фитоценозов). Кратковременные сме-

ны бывают эндодинамическими и экзодинамическими. Ряд авторов термин «сукцессия» относит только к кратковременным сменам, но мы полагаем, что правильнее считать любую направленную смену сукцессией, так как все перечисленные типы смен очень тесно сплетаются друг с другом и накладываются один на другой.

В России изучение сукцессий лесов было начато Г. Ф. Морозовым и другими лесоводами, а исследование смен растительности на степных залежах и выгонах — И. К. Пачоским, Г. Н. Высоцким и др. Советские фитоценологи, особенно В. Н. Сукачев, Е. М. Лавренко, П. Д. Ярошенко и др., детально разрабатывают вопросы, связанные с сукцессиями. За рубежом особенно детально изучали сукцессии американские исследователи, в первую очередь Ф. Клементс и Д. Уивер, английские фитоценологи во главе с А. Тенсли, ученые франко-швейцарской школы, руководимые Ж. Браун-Бланке.

Сукцессии могут начинаться на участках, полностью свободных от растительного покрова и не сохранивших семенных зачатков растений (первичные сукцессии), и на участках, занятых растительным покровом, который либо в той или иной степени нарушен, либо в результате резкой смены условий существования меняет направление развития, например заболачивающиеся участки в результате дренажа начинают осушаться (вторичные сукцессии). Сукцессия включает все смены растительного покрова, начиная с заселения им оголенной территории или территории с нарушенной растительностью или с изменения направления развития растительного покрова и кончая тем временем, когда растительное сообщество придет в относительное соответствие с климатическими и всеми иными условиями существования в данном месте.

Каждое сообщество, которое в процессе сукцессии сменяет другое, называют стадией этой сукцессии. Заключительное сообщество, находящееся в относительном соответствии с условиями существования, называют климаксом (американские авторы) или узловым сообществом (Ярошенко). Всю конкретную сукцессию в целом называют серией (американские авторы).

В одном и том же месте однотипная серия может повторяться неоднократно, если повторяются нарушения растительного покрова или его уничтожение, или резко меняются условия существования.

Сукцессии накладываются на изменения, происходящие в растительном сообществе (суточные, сезонные, разногодичные, определяемые микроэволюцией видов, онтогенетические и возобновительные), а также на разногодичные смены растительных сообществ. Только причины всех этих изменений неодинаковы: в одном случае это астрономические изменения времени суток, в другом — сезонные изменения погоды, в третьем — периодические изменения климата, в четвертом — возрастные изменения растений, образующих фитоценоз, в пятом — гибель и появление новых особей, в шестом — процессы эволюции, в том числе микроэволюции видов, в седьмом — изменения климата, имеющие определенное на-

правление, и саморазвитие растительного покрова. В каждый данный момент в растительном покрове наблюдаются изменения всех типов. Для того чтобы различить, каким изменениям соответствуют те или иные явления в жизни растительного покрова, необходимы стационарные работы или исследования и сопоставление фитоценозов, существующих в различных условиях и представляющих как бы проекцию в пространстве тех изменений, которые осуществляются в растительном покрове во времени.

Образование участков, полностью лишенных растительности, и участков, где растительный покров в той или иной степени нарушен, вызывается действием ветра (ветровая эрозия или ветровая аккумуляция), отступлением берега водоема и заливанием участка водой, выгоранием растительного покрова, выгрызанием растений животными, вырубкой леса, распашкой земель, т. е. климатическими, эдафическими, биотическими и антропогенными факторами.

Процесс сукцессии растительности на обнаженных почвах или грунтах обязательно включает две фазы: постепенное формирование фитоценоза из поселяющихся на голой площади растений и смену одного сформировавшегося фитоценоза другим. При вторичных сукцессиях первая фаза может начаться с одной из промежуточных стадий или полностью отсутствует.

ПЕРВАЯ ФАЗА СУКЦЕССИЙ — ФОРМИРОВАНИЕ ФИТОЦЕНОЗА

Растения проникают на освободившуюся территорию путем переноса диаспор при помощи ветра, воды, животных или человека, или путем постепенного вегетативного разрастания экземпляров растений, находящихся близ границ оголенной территории.

Успех переноса диаспор зависит от расстояния, отделяющего растение от заселяющейся территории, способа переноса диаспор, их количества, численности растений данного вида. При этом легкость семян, способствующая их переносу при помощи ветра, достигается за счет уменьшения запасов питательных веществ, а это отрицательно сказывается на развитии проростков, снижая шансы на их сохранение.

Заселение новой территории зависит от ряда факторов, случайных по отношению к особенностям самой территории: от того, какие растения растут поблизости от обнаженного участка, в каком количестве, каково направление господствующего ветра — от растений к участку или обратно, и т. д. На первой стадии развития нового фитоценоза в его составе часто преобладают растения с диаспорами, легко разносимыми ветром, а около воды — с диаспорами, хорошо держащимися на воде. Часто то действие, которое вызвало оголение почвы (отложение наноса водой, перевевание песка ветром), одновременно способствует появлению на этой территории диаспор. Вот почему, например, так быстро вырастают

сорные и рудеральные растения на участках, обнажение которых вызвано деятельностью человека.

После того как растение проникло на оголенную территорию, оно начинает приспосабливаться к новым условиям. Этот процесс приспособления особей растений к новым для них условиям называют эцезисом. Эцезис начинается с прорастания семян, длится в течение периода роста растения и заканчивается, когда растение дало плоды и семена. Случаи внедрения растения на новую территорию с краев только путем образования вегетативных подземных или надземных побегов без образования генеративных органов наблюдаются во много раз реже, чем внедрение путем заноса диаспор.

Не все диаспоры, попавшие на оголенную территорию, прорастают сразу. Семена большинства видов долго сохраняют всхожесть, нередко десятки или даже сотни лет. Лишь немногие виды (конский каштан и др.) имеют семена, теряющие всхожесть в течение нескольких дней или немногих недель. Поэтому обычно не весь запас семян какого-либо вида, принесенных на данный участок, прорастает сразу и одновременно: часть прорастает в первый год, часть — во второй, что обеспечивает условия лучшего сохранения проростков. При этом продолжительность периода покоя семян определяется не только экологическими особенностями вида растения, которому принадлежат семена, но и условиями среды, в которую эти семена попали. Особенности среды способствуют прорастанию семян в определенные моменты и сохранению ими жизнеспособности в течение более или менее длительного времени.

Таким образом, семена, находящиеся в почве или на ее поверхности, нередко принадлежащие растениям, относящимся к разным жизненным формам, обеспечивают последующее развитие растений при разнообразных условиях среды: семена одних видов прорастают при более высоких температурах, других — при более низких, одни при большей влажности грунта, другие — при меньшей и т. д.

Условия существования на оголенных площадях всегда отличаются от условий существования в зональных фитоценозах или в сторону большей влажности, или в сторону большей сухости субстрата. Чем суровее условия, тем меньшее количество видов растений может начать здесь свое развитие. Наиболее обедненный состав проростков наблюдается на сильно засоленных грунтах, на обнажениях скал и пр.

На стадии проростков многие растения, развивающиеся на оголенных территориях, гибнут под действием неблагоприятных условий, в результате уничтожения животными или паразитическими растениями и вследствие конкуренции с другими проростками. Когда растение из стадии проростка переходит в более поздние стадии развития, его потребности в воде и пище возрастают, а запасы питательных веществ в семени или в плоде к этому времени исчерпываются, и растение целиком зависит от пищевых ресурсов внешней среды. Поэтому с ростом растений усиливается и конку-

ренция. В это время становится заметным и влияние самих растений (во всяком случае доминантов) на среду.

Когда внедряющиеся на оголенную территорию растения начинают плодоносить, каждый такой экземпляр становится в свою очередь центром распространения диаспор. Теперь диаспоры попадают на заселяющуюся площадь не только со стороны, но и от тех растений, которые уже растут и репродуцируют на этой площади. У некоторых видов, хотя и редко, разрастаются надземные и подземные побеги.

Чем суровее условия среды, тем большую роль для растений, внедряющихся на данную территорию, играет прямое влияние внешних условий и тем меньшее значение имеет конкуренция (Раменский, 1938). Чем менее суровы условия среды, тем меньшую роль играют внешние условия и тем больше значение конкуренции.

В зависимости от условий существования оголенную территорию заселяют один или несколько видов. Если условия суровы, то здесь обосновывается лишь один какой-либо вид; если условия менее суровы, территория оказывается благоприятной для нескольких или многих видов.

Фитоценозы, формирующиеся на таких территориях, на первой стадии развития характеризуются случайным составом растений, отсутствием сомкнутого растительного ковра, слабым (но ощутимым) воздействием на среду и почти полным отсутствием взаимовлияния между отдельными экземплярами. Такое случайное сочетание растений называют пионерной группировкой. Пионерная группировка может быть чистой (одновидовой) и смешанной (многовидовой). Термин «чистая группировка» применяют, имея в виду макрофлору. Вполне возможно, что в таких чистых пионерных группировках, кроме одного вида — представителя макрофлоры, существует большее или меньшее количество микроскопических растений, относящихся к нескольким или многим видам. Смешанные пионерные группировки могут быть образованы видами, относящимися к разным жизненным формам.

Примеры чистых пионерных группировок — сообщества солероса (*Salicornia herbacea*), шведки (*Suaeda maritima* s. l.), астры солончаковой (*Aster tripolium*), развивающиеся на днищах обсыхающих озер, первые два — на сильно засоленных днищах, третье — на солонцеватом грунте.

На высохшем днище оз. Южная Сарпа (Западный Прикаспий) была обнаружена смешанная пионерная группировка, образованная марью красной (*Chenopodium rubrum*), верблюжьей колючкой (*Alhagi camelorum*), лебедой поникшей (*Atriplex patens*), пыреем ползучим (*Agropyron repens*), скрытницей колючей (*Crypsis aculeata*), турнефорцией сибирской (*Tournefortia sibirica*), вьюнком полевым (*Convolvulus arvensis*), канатником Феофраста (*Abutilon theophrasti*). Как видно, экологические особенности видов, образующих смешанную пионерную группировку, весьма разнообразны. Если условия существования на оголенном грунте, где раз-

вивается смешанная пионерная группировка, быстро меняются в направлении возрастания суровости (например, грунт высыхает, засоляется и пр.), то число видов, существующих здесь, уменьшается и смешанная пионерная группировка обедняется и в конце концов может перейти в чистую пионерную группировку.

Следующая стадия развития фитоценоза после пионерной группировки — простая группировка. В такой группировке растительный покров в надземной части не сомкнут, однако растения располагаются значительно теснее, чем в пионерной групировке. Здесь хорошо заметно взаимовлияние растений. Для этой стадии очень обычен групповой характер распределения растений: вокруг особи, давшей семена, развивается ее потомство. Если группировка смешанная (многовидовая), то группы, образованные особями одного вида, не всегда соприкасаются с группами, образованными особями другого вида. Если же группировка одновидовая, то обычно особи этого вида образуют скопления и разрежения, его популяция в разных участках имеет неодинаковую плотность.

Простые группировки могут быть чистыми (одновидовыми) и смешанными (многовидовыми), образованными несколькими видами, в отличие от смешанных пионерных группировок, всегда относящихся к одной жизненной форме. Последнее определяется тем, что к моменту возникновения простых группировок условия существования уже вызвали отмирание многих видов, для которых эти условия оказались неблагоприятными, а с другой стороны, еще не наступило время «сживания» друг с другом растений, относящихся к разным жизненным формам.

Простые группировки обычно образованы некоторыми из видов, входивших в состав пионерных группировок. На днищах высохших озер это часто марь (*Chenopodium chenopodioides*), астра солончаковая (*Aster tripolium*), в чистых простых группировках — солерос (*Salicornia herbacea*), шведка (*Suaeda maritima* s. l.), петросимония трехтычинковая (*Petrosimonia triandra*), бассия иссополистная (*Bassia hyssopifolia*) в чистых и смешанных простых группировках. Видимо, простые смешанные группировки, существующие весьма длительное время, представляют собой сообщества однотипных (например, накипных) лишайников на камнях. Простыми группировками обычно представлена бурьянистая стадия залежи.

Следующая за простой группировкой стадия развития фитоценоза — сложная группировка. Она характеризуется следующими признаками: видовой состав не вполне постоянен, сообщество не замкнутое — новые виды могут легко в него проникать; виды, образующие сложную группировку, распространены еще не диффузно, хотя в скопления особей одного вида могут проникать особи других видов; намечаются ярусы, взаимное влияние растений становится уже более заметным. Сложная группировка обычно образована несколькими (иногда многими) видами, относящимися к различным жизненным формам.

На зарастающем днище озера такую сложную группировку

часто образуют перечисленные выше солянки с примесью полыни солончаковой (*Artemisia salina*) и бескильницы свернутой (*Atropis convoluta*). Переход от бурьянистой к пырейной стадии залежи обычно представлен сложными группировками.



Рис. 108. Чистая заросль сарсазана (*Halocnemum strobilaceum*) на пухлом солончаке, берег р. Тургая (фото Вернандер)

Следующая стадия развития фитоценоза — стадия замкнутого фитоценоза, характеризующаяся крайне затрудненным проникновением в него новых видов. Она представлена двумя формами сочетаний растений — зарослями и сложными фитоценозами. Для тех и других характерно диффузное, равномерное распределение экземпляров отдельных видов. Групповой рост — исключение.

Заросли развиваются в условиях сильной засоленности, сильной сухости и т. п., т. е. в условиях, в которых не может существовать сообщество из большого числа видов. Они, как правило, одноярусны. Этот единственный ярус образован либо одним видом (чистые заросли), либо несколькими видами (смешанные заросли). Примерами чистых зарослей являются: сообщество сарсазана (*Halocnemus strobilaceum*) (рис. 108), сообщество тростника (*Phragmites communis*) без участия более низкорослых растений, сообщество пырея ползучего (*Agropyron repens*) и др. Пример смешанной заросли — сообщество камыша Табернемонтана (*Scirpus tabernaemontani*) и рогоза узколистного (*Typha angustifolia*).

Сложный фитоценоз, развивающийся не в столь суровых условиях, как заросли, всегда многоярусный (число надземных ярусов не менее двух) (рис. 109).

Таковы этапы формирования фитоценоза.

Не следует думать, что во всех случаях фитоценоз обязательно проходит последовательно все перечисленные стадии — пионерной группировки, простой группировки, сложной группировки, сложного фитоценоза. Этот путь бывает много проще. Например, на скалах после пионерной группировки лишайников (нередко ей предшествует пионерная группировка синезеленых водорослей) может возникнуть смешанная простая группировка лишайников, которая переходит в смешанную длительно существующую заросль лишайников. Только после того, как поверхность скал будет заметно преобразована растениями, эта смешанная заросль превращается в сложный фитоценоз с участием лишайников, мхов, а впоследствии — и цветковых растений.



Рис. 109. Сложный фитоценоз елово-соснового леса с папоротником-орляком (*Pteridium aquilinum*) в травяном покрове, Московская обл. (фото Рачинской)

На освободившемся из-под воды днище пресного озера вначале может быть развита смешанная пионерная группировка, так как влажная незасоленная почва пригодна для поселения самых разнообразных растений. После высыхания поверхности днища озера смешанную пионерную групировку может сменить чистая пионерная группировка, так как уже только один вид растений может существовать в столь суровых условиях. Затем эта чистая пионерная группировка сменяется чистой простой группировкой, а по мере дальнейшего преобразования условий — смешанной простой группировкой, сложной группировкой и сложным фитоценозом. В других случаях чистую группировку сменяет чистая заросль, которая существует на этом участке неопределенно долгое время.

Таким образом, путь развития фитоценоза разнообразен: более длинный и более короткий, включает то одни, то другие стадии. Но во всех случаях развитие его идет от раздельно-группового сло-

жения к диффузному, от несомкнутого покрова к сомкнутому, от незамкнутого покрова к замкнутому.

Установленные нами (Воронов, 1940; Воронов и Тагунова. 1957) стадии развития фитоценоза близки к стадиям, установленным ранее А. А. Гроссгеймом (1929).

В. Н. Сукачев (1938) установил следующие стадии в развитии растительного покрова:

1. Отсутствие фитоценоза (соответствует пионерной группировке в начальной стадии ее существования).

2. Открытый фитоценоз (соответствует пионерной группировке в значительной части периода ее существования и простой группировке).

3. Закрытый невыработавшийся фитоценоз (соответствует сложной группировке).

4. Выработавшийся фитоценоз.

Из других авторов изучением начальных стадий развития фитоценоза занимались Л. Г Раменский (1938), А. А. Шахов (1941, 1946), Д. Уивер и Ф. Клементс (Weaver and Clements, 1938).

Стадии развития фитоценоза можно исследовать двумя путями. Сравнивают участки растительности, расположенные рядом и находящиеся на разных стадиях развития. Детально описывая эти участки и делая зарисовки расположения отдельных экземпляров растений, получают представление и о сменах растительности во времени.

Можно проводить наблюдения на площадках, существующих длительное время (постоянные квадраты). На этих площадках, закладывающихся на участках, растительность которых представляет определенные стадии развития фитоценозов, подсчитывают количество или даже зарисовывают проекции отдельных экземпляров растений. Подсчеты и зарисовки повторяют в определенные сроки. Они помогают выяснить картину постепенного изменения растительного покрова через месяц, через год, через 5, 10 лет и т. д. При этом с точки зрения практики весьма значительный интерес представляет вопрос о том, является та или иная группировка быстро проходящей стадией развития растительного покрова или она относительно стабильна.

Не менее существенно выяснить, как пойдет развитие растительного покрова на разных субстратах и при разном климате в тех случаях, когда человек вносит существенные изменения в состав растительного покрова, тем самым оказываясь причиной прохождения фитоценозом определенных стадий развития. Для решения последней задачи необходим эксперимент на постоянных квадратах.

СМЕНЫ ОДНИХ ФИТОЦЕНОЗОВ ДРУГИМИ

Причины возникновения сукцессий (смен) растительного покрова весьма разнообразны.

Наблюдаются два основных типа смен (Сукачев, 1928): эндодинамические, происходящие в результате развития самого фитоценоза, меняющего среду и при этом изменяющегося, и экзодинамические (Сукачев, 1928; Лавренко, 1940), или стихийные (Ярошенко, 1953), иначе внезапные (Ярошенко, 1961), возникающие под воздействием внешних факторов, чуждых ходу развития растительного покрова. Примеры эндодинамических смен — процессы заболачивания лесов в результате изменений в их напочвенном покрове, процессы зарастания водоемов, развития растительного покрова на скалах и обсохших днищах водоемов и т. д. Экзодинамические смены — смены растительного покрова на вырубках, залежах, пожарищах, участках, засыпанных лавиной или залитых селевым потоком, и т. д.

В постепенном формировании фитоценоза и затем в смене одного сложного фитоценоза другим основную роль играют внутренние особенности сообщества. Лишь на самых первых этапах развития сообщества преобладает процесс, который В. Н. Сукачев (1942) назвал сингенезом — «процесс первоначального формирования растительного покрова, связанный с вселением... растений на данную территорию, их отбором в процессе приспособления к ее условиям (эцезисом), а затем и конкуренцией между ними из-за средств жизни». Другой процесс, названный В. Н. Сукачевым эндоэкогенезом, постепенно усиливается и в конце концов становится основным процессом, определяющим ход смен фитоценоза. Эндоэкогенезом В. Н. Сукачев (1942) назвал «процесс изменения фитоценоза под влиянием изменения им в целом среды».

На эти два процесса налагается третий, названный В. Н. Сукачевым (1954) гологенезом. Это «процесс изменения растительного покрова вследствие изменения более крупного единства, в состав которого входит данный биогеоценоз, например, всей географической среды или отдельных ее частей: атмосферы, литосферы и т. п.».

Таким образом, иногда с самого начала развития растительного сообщества или несколько позже формирование фитоценоза обусловлено тем, что он, меняя среду, меняется сам. В результате изменения фитосреды обилие одних видов возрастает, а других падает или они полностью исчезают из фитоценоза. При этом все три процесса идут одновременно, но на разных стадиях развития преобладающее значение приобретает один из них. Несомненно, сингенез господствует только на начальных стадиях развития фитоценоза, а затем главенствующая роль переходит к эндоэкогенезу. Гологенетический процесс протекает постоянно, но, очевидно, в переломные моменты геологической истории Земли роль его усиливается.

Такой ход развития фитоценоза продолжается большее или меньшее время до тех пор, пока какие-то внешние силы, случайные по отношению к ходу развития фитоценоза, резко не нарушают его. Тогда смена, вызванная внутренним развитием самого

фитоценоза (эндодинамическая), прерывается, и начинается смена, вызванная внешним толчком (экзодинамическая).

П. Д. Ярошенко (1961) дал следующую классификацию типов смен:

А. Природные смены.

1. Последовательные: а) эндоэкогенетические (включают и сингенетические смены В. Н. Сукачева), б) гологенетические.

2. Внезапные смены: а) климатогенные б) эдафогенные, в) биогенные.

Б. Антропогенные смены: а) последовательные, б) внезапные.

Мы полагаем, что экзодинамические смены включают и природные внезапные смены П. Д. Ярошенко, и антропогенные смены, поскольку с точки зрения существования растительного сообщества безразлично, какими обстоятельствами вызвана серия смен: вырубкой леса, его уничтожением в результате пожара или в результате действия насекомого-вредителя, хотя ход процессов при этом будет неодинаков. К этому следует добавить, что хотя в значительной части случаев экзодинамические смены начинаются с катастрофических изменений (таково, например, действие обвалов, лавин, наводнений, рубки, распашки и пр.), однако между такими катастрофическими воздействиями, приводящими к полному уничтожению фитоценоза или к его очень сильному разрушению, и изменениями, возникающими под действием более слабых нарушений того же порядка (незначительное осыпание пород в горах, разлив, выборочная рубка и пр.), существуют переходы.

Антропогенные смены нецелесообразно отделять от природных. Во-первых, нередко действие человека и действие природного фактора аналогичны. Так, пожар, вызван ли он молнией или явился результатом деятельности человека, одинаково влияет на жизнь леса или степи и приводит к одним и тем же сменам. Во-вторых, деятельность человека нередко влечет за собой и изменение природных факторов (вырубка лесов в речных бассейнах вызывает катастрофические разливы рек, уничтожение растительности на песках способствует развитию ветровой эрозии, расширение площади культурных земель служит причиной массовых размножений вредителей, нападающих и на растения, образующие естественные фитоценозы, и т. д.). Таким образом, человек оказывает и прямое и косвенное воздействие на фитоценозы. Поэтому экзодинамические смены в зависимости от факторов, которыми они вызываются, следует подразделять, как это делал В. Н. Сукачев (1928), на климатогенные смены (например, смены типчаково-серополынных фитоценозов серополынно-типчаковыми при изменении климата в сторону большей влажности); эдафогенные смены (например, заселение растительностью вновь возникших в результате естественных причин водоемов, зарастание вновь возникших под влиянием эрозионной и аккумулятивной деятельности обнаженных или полуобнаженных участков и т. д.); зоогенные смены (возникшие в результате подгрызающей и роющей деятельности животных, а также подпруживания рек бобрами); пирогенные

смены[1] (изменения растительного покрова в результате пожаров); антропогенные смены (как следствие вырубки лесов, распашки территории, сенокошения, выпаса домашних животных и т. п.). Следует указать, что некоторые авторы сужают понятие об антропогенных сменах, ограничивая его только сменами, возникающими под влиянием непосредственного воздействия человека, — распашка, сенокос, вырубка и т. п. (Лавренко, 1940).

Таким образом, любая смена, начавшаяся под влиянием внешних причин (экзодинамически), в дальнейшем постепенно переходит в эндодинамическую, так как ее ход во все большей степени определяется воздействием фитоценоза на среду.

Эндодинамические и экзодинамические смены объединяют в группу кратковременных (Лавренко, 1940), или частных, смен (Ярошенко, 1953, 1961). Им противопоставляются вековые (Лавренко) или общие (Ярошенко) смены. Последние протекают значительно медленнее и охватывают не территорию, занимаемую одним или немногими связанными друг с другом фитоценозами, а обширные территории. Между частными и общими (кратковременными и вековыми) сменами существуют переходы, хотя в общей форме можно сказать, что в результате кратковременных смен вырабатываются растительные ассоциации и формации в пределах географических зон, а в результате вековых смен растительность одной зоны сменяется растительностью другой. Примеры вековых смен — изменения растительного покрова на севере европейской части СССР после отступления ледника и на юге после отступления моря.

Наконец, различают филоценогенез (Сукачев, 1954), или эволюцию фитоценозов. Как указывает П. Д. Ярошенко, эволюция фитоценозов — это образование новых, ранее не существовавших типов растительных сообществ. Наряду с эволюцией видов растений можно говорить и об эволюции растительных сообществ, совершающейся также путем естественного отбора, который В. В. Ревердатто (1935) предложил называть естественным отбором второго порядка (в отличие от естественного отбора первого порядка, под которым он понимал отбор особей в процессе видообразования). Благодаря естественному отбору существует не бесчисленное множество фитоценозов, бесчисленное количество комбинаций, сочетаний растений, а определенное их число. В процессе эволюции выработались как растительные ассоциации, так и более крупные единицы растительного покрова вплоть до типов растительности. Эволюция фитоценозов, как указывал В. Н. Сукачев, слагается из двух процессов: выработки структуры ценоза (структурогенез, по П. Д. Ярошенко) и видообразования, идущего в связи с эволюцией ценозов (флорогенез).

Приведем примеры частных смен, происходящих в различных условиях.

Существует два способа зарастания водоемов: со дна и с поверхности. Детали этого процесса в разных районах и в водоемах

[1] Этот тип у В. Н. Сукачева отсутствовал.

разных типов неодинаковы, но общий ход его для каждого из этих способов один и тот же. О ходе сукцессий в водоемах можно судить, исследуя отложения сообществ, сменявших друг друга на данной территории, или путем изучения поясов растительности, сменяющих друг друга по мере изменения условий существования в пространстве. При зарастании пресноводных стоячих водоемов со дна, чаще всего при пологих берегах, наблюдается несколько стадий. Смена одной стадии другой связана с тем, что остатки растений, сначала планктонных (первая стадия), затем вместе с ними макрофитов, оседающие на дно, как и минеральные частицы и труппы животных, все время повышают дно и соответственно уменьшают глубину водоема, что делает возможным продвижение поясов макрофитов, связанных с определенными глубинами, от первоначального берега к центру водоема. Это приводит к смене озера болотом. На болоте также по мере накопления торфа и изменения условий существования одна растительная ассоциация сменяет другую.

При зарастании водоема со дна обычно наблюдаются следующие стадии (Лепилова, 1934):

1. Господство планктона. Глубины еще слишком значительны, чтобы зеленые растения-макрофиты могли здесь обитать.

2. Подводные луга с глубины 5, иногда 6 *м* до нижнего предела существования растительности макрофитов. Здесь растут водяные мхи скорпидиум (*Scorpidium*), каллиергон (*Calliergcn*) и др., виды харовых водорослей (*Chara*), иногда сюда спускается элодея канадская (*Elodea canadensis*).

3. Заросли широколиственных рдестов, развитые на глубинах 3—5 *м* (иногда до 6). Образованы погруженными в воду растениями, выносящими на поверхность воды или поднимающими над ее поверхностью свои цветки для опыления. Здесь наиболее часты рдесты пронзеннолистный и блестящий (*Potamogeton perfoliatus*, *P. lucens*), виды урути (*Myriophyllum*) и др.

4. Заросли растений с плавающими листьями, развитые на глубинах 2—3 *м*, иногда более (до 5), обычно в защищенных от ветра местах: в заливах, заводях, старицах и т. д. Для этих зарослей характерны кубышки (*Nuphar*), кувшинки (*Nymphaea*), рдест плавающий (*Potamogeton natans*).

5. Пояс камыша и тростника. Развит с глубины 0,5 до 2—3 *м*, редко глубже. Здесь растут виды, поднимающие свои стебли высоко над поверхностью воды. Это камыш озерный (*Scirpus lacustris*), тростник обыкновенный (*Phragmites communis*), рогозы (*Typha*), манник водяной (*Glyceria aquatica*), тростянка (*Scolochloa*) и др. На этой стадии дно водоема покрыто мощным слоем ила.

6. Прибрежная растительность мелководий. Обитает от уреза воды до глубины 0,5 *м*, т. е. до пояса камыша и тростника. Характер дна на этой стадии очень изменчив. Дно бывает илистым, песчаным и каменистым (песчаное и каменистое дно обычны в северных, слабо зарастающих озерах). Характерны для этой стадии осоки, глав-

ным образом осока вздутая (*Carex rostrata*), рдест разнолистный (*Potamogeton heterophyllus*), хвощ приречный (*Equisetum heleocharis*).

7. Прибрежная растительность. Занимает участки, расположенные выше уреза воды, но по временам заливаемые водой при высоком ее уровне или при сильном прибое. Дно здесь может быть илистым, торфянистым, песчаным, каменистым, глинистым и т. д. Растения, характеризующие эту стадию, относятся к числу земноводных, иногда болотных. Здесь характерны вех (*Cicuta*), ситняги болотный и игольчатый (*Heleocharis palustris, H. acicularis*), лютик стелющийся (*Ranunculus reptans*), осоки (*Carex*) и др.

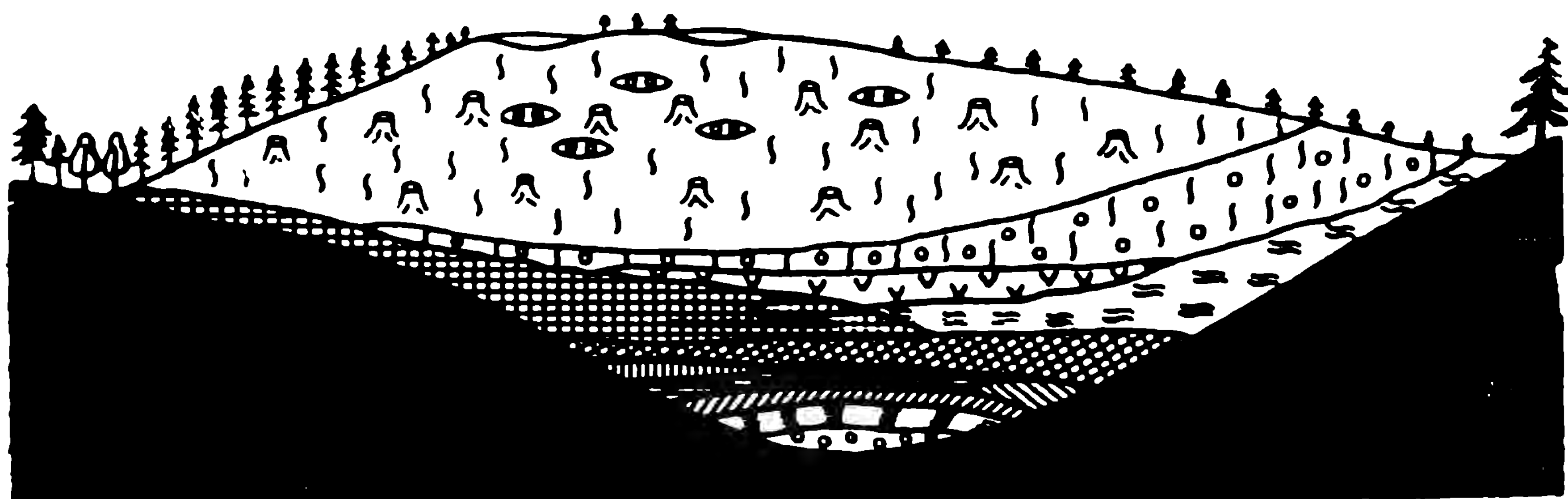


Рис. 110. Пример гидросерии: схема зарастания заводей в Полабье (Чехословакия) (по Клике)

Дальнейшее развитие сукцессий может привести к возникновению сообществ кустарников и деревьев. Примером служит зарастание заводей в Полабье (Чехословакия) (рис. 110):

1) водное сообщество Myriophylleto — Nupharetum; 2) сообщество Parvocharetum, подготовляющее заполнение заводи подстилкой, пропитанной известняком; 3) заросли тростника — Phragmitetum; 4) заросли *Cladium* — Cladietum marisci; 5) пояс дерновинных осок (сообщество из группы Magno-caricetum); 6) заросли *Schoenus* — Schoenetum nigricantis; уровень грунтовых вод находится ближе к поверхности, как и в 7) сообществе *Molinia* — Molinietum caricetosum paniceae, которое вытесняется на крепкой почве стадией 8) верб и крушины Franguleto — Salicetum, подготовляющей почву для 9) ольшатника — ассоциации *Alnus glutinosa — Dryopteris thelypteris*.

В зависимости от особенностей местности дальнейшее развитие заросших водоемов приводит или к возникновению лесной растительности, или к образованию верхового болота, лишенного связи с грунтовыми водами, имеющего атмосферное питание и характеризующегося господством сфагновых мхов (рис. 111).



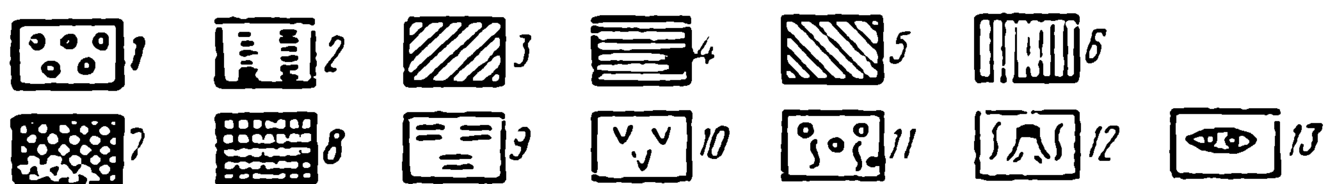


Рис. 111. Схема строения болота, образовавшегося зарастанием озера (по Сукачеву):

1 — пресноводный мергель, *2* — сапропелит, *3* — сапропелевый торф, *4* — тростниковый торф, *5* — камышовый торф, *6* — хвощевый торф, *7* — осоковый торф, *8* — осоково-ивовый торф, *9* — лесной торф, *10* — гипновый торф, *11* — шейхцериево-сфагновый торф, *12* — сфагновый торф с пнями сосны, *13* — отложения мочажин на сфагновом торфе

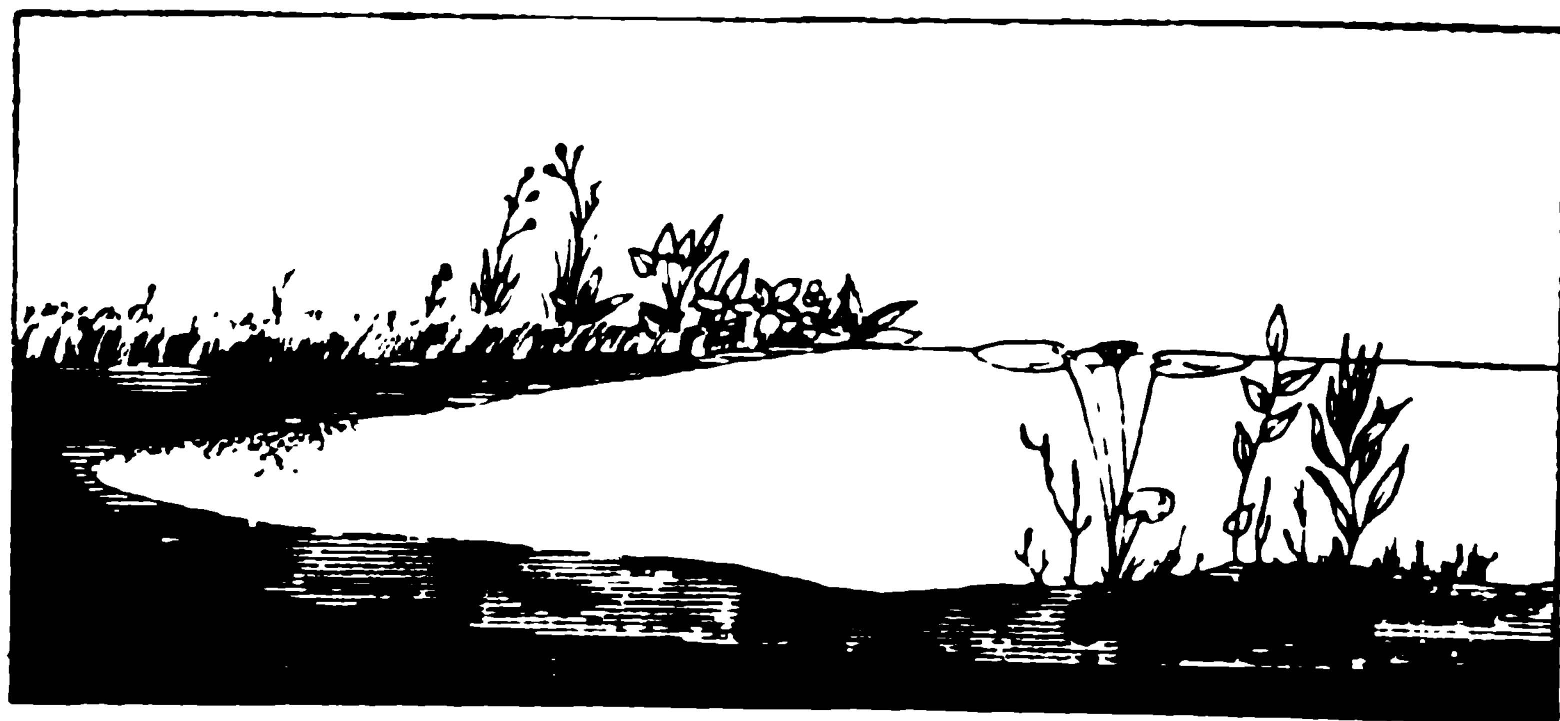


Рис. 112. Схема «нарастания» (по Лепиловой). В авангарде наступающей растительности *Comarum*, *Menyanthes*, *Calla palustris*, далее осоки, пушица и ковер из сфагнумов, *Nymphaea*, *Potamogeton*, *Ceratophyllum*

Совершенно иначе зарастают водоемы с поверхности (заболачивание путем нарастания) (рис. 112). При этом с берега на поверхность воды наплывает зыбучий ковер из мхов и некоторых цветковых растений, с мощными корневищами. Такой ковер называется сплавиной, или зыбуном. Сплавина образуется только в защищен-

ных от ветра местах с относительно круто уходящим в глубь от берега дном.

Сплавина разрастается, от ее нижней поверхности отрываются куски торфа, перегнившие и полуперегнившие остатки растений и на дне образуется мощный слой полужидкого ила. Постепенно весь водоем заполняется кашицеобразной массой, а с поверхности его покрывает сплошной слой сплавины, в котором просвечивают «окна» — отверстия или участки, где сплавина очень тонка. Попав в такое «окно», человек или животное погибает в трясине. После заполнения водоема илом на его месте развивается болото.

Причины заболачивания водораздельных пространств различны. Материковые луга могут заболачиваться в результате уплотнения почвы под влиянием весеннего выпаса скота. При этом поверхность луга становится неровной, в понижениях застаивается вода и начинается заболачивание. Существенная причина заболачивания материковых лугов — обеднение их почв: питательные вещества выносятся животными с поедаемыми растениями или вывозятся со скошенным сеном, а ежегодное отложение наилка, свойственное поемным лугам, отсутствует. Более требовательные к питательным веществам ценные травы постепенно исчезают, травостой изреживается, появляются растения, мирящиеся с бедностью почвы, среди которых большую роль играют мхи. Хорошее средство борьбы с начавшимся процессом заболачивания — внесение удобрений, преимущественно азотистых.

После вырубки леса или после лесного пожара в тех районах, где грунтовые воды лежат неглубоко, также начинаются процессы заболачивания, которые связаны с подъемом грунтовых вод и приближением к поверхности почвы горизонта капиллярного поднятия вследствие прекращения вытягивания воды из почвы деревьями.

На севере лесной зоны заболачивание может вызвать естественная смена зеленых гипновых мхов кукушкиным льном. Кукушкин лен удерживает большое количество воды, что влияет на степень увлажнения почвы. Когда влажность становится чрезмерной для кукушкина льна, он сменяется сфагновыми мхами. Иногда сфагновые мхи непосредственно сменяют покров из гипновых мхов, появляясь сначала небольшими пятнами, а затем постепенно завоевывая господство (рис. 113).

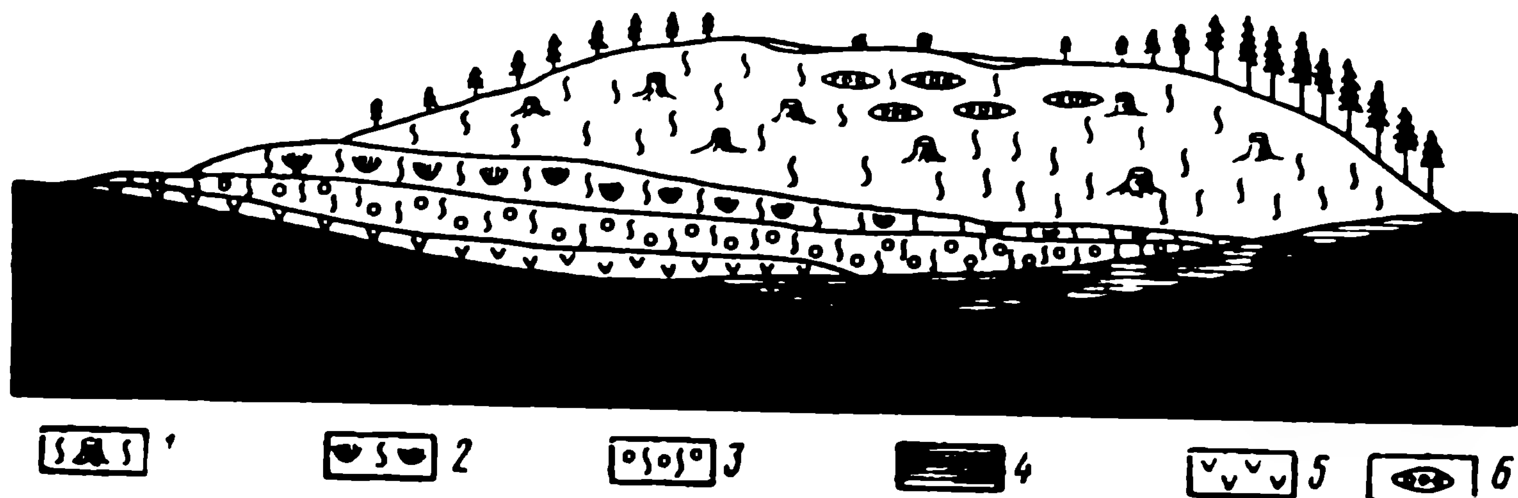


Рис. 113. Схема строения болота, образовавшегося путем заболачивания суши (по Сукачеву):

1 — сфагновый торф с пнями сосны, 2 — пушицево-сфагновый торф, 3 — осоковый и лесной торфы, 4 — шейхцериево-сфагновый торф, 5 — гипновый торф, 6 — отложения мочажин на сфагновом ковре

Сравнение рис. 111 и 113 показывает, что одинаковые фитоценозы могут иметь совершенно различное происхождение, т. е. могут возникать полифилетически.

Очень медленно происходит завоевание растительностью скал. На обнаженных скалах сначала поселяются бактерии, синезеленые и зеленые водоросли, затем лишайники. Лишь спустя очень долгое время, когда в результате выветривания и деятельности бактерий и лишайников на поверхности скалы местами образуется незначительный почвенный слой, здесь могут развиваться мхи. После по-

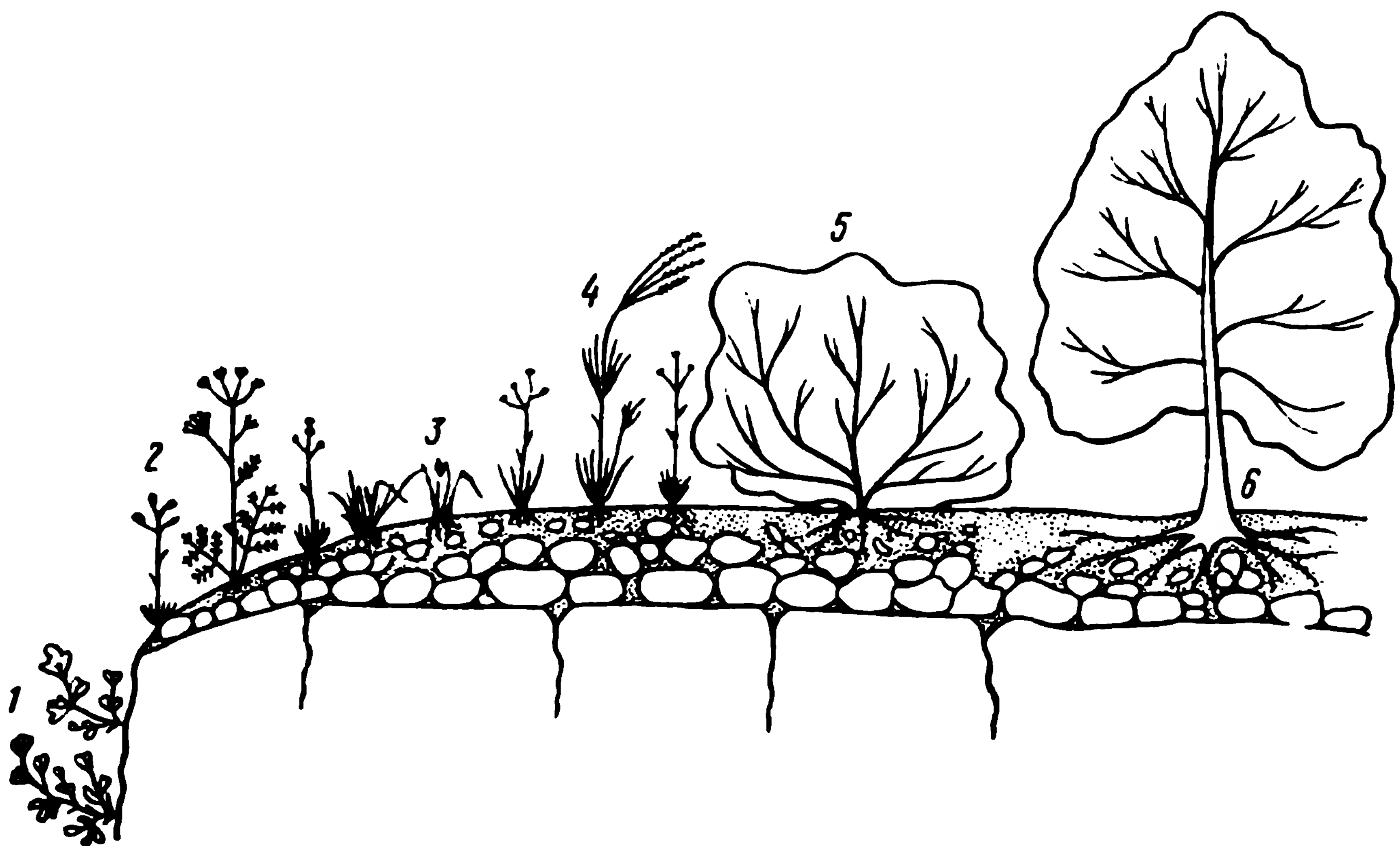


Рис. 114. Схема сукцессий на известняковых скалах в районе Праги, южная экспозиция (по Клике)

селения мхов накопление частиц почвы происходит быстрее. Спустя еще некоторое время на скалах появляются папоротникообразные и цветковые растения, сначала по трещинам и расщелинам, где скапливаются органические вещества и вода, а затем на их поверхности.

Ход и характер сукцессий определяется составом пород, образующих скалы, крутизной и экспозицией скалистого склона. Так, на известняковых скалах в районе Праги, на склонах южной экспозиции, сменяют друг друга следующие сообщества (рис. 114): *1* — папоротник *Asplenium ruta muraria* в трещинах скал; *2* — сообщество *Festuca duriuscula* — *Seseli esseum* на сильно скелетной неглубокой почве, которую оно скрепляет, обогащает гумусом и подготовляет для следующего сообщества; *3* — сообщество *Carex humilis* — *Festuca sulcata*, которое преобладает на более пологих ступенчатых склонах с почвой менее скелетной и более мощной; *4* — на более глубоких почвах пологих склонов развито замкнутое сообщество *Festuca vallesiaca* — *Erysimum crepidifolium*, в которое проникают

5 — кустарники, особенно степная вишня — *Prunus fruticosa*, предшествующая 6 — грабовому лесу с дубом краснеющим или теплолюбивой дубраве (*Quercetum — Carpinetum primuletosum*). На верхушках скал стадии 4—6 мозаично сменяют друг друга, физиономически образуя «лесостепь». Местные причины могут изменить ход сукцессии или привести к фрагментарному выражению ее стадий (2—6).

На склонах северных и западных экспозиций сукцессии происходят иначе, чем на южных, что важно знать при работах по облесению.

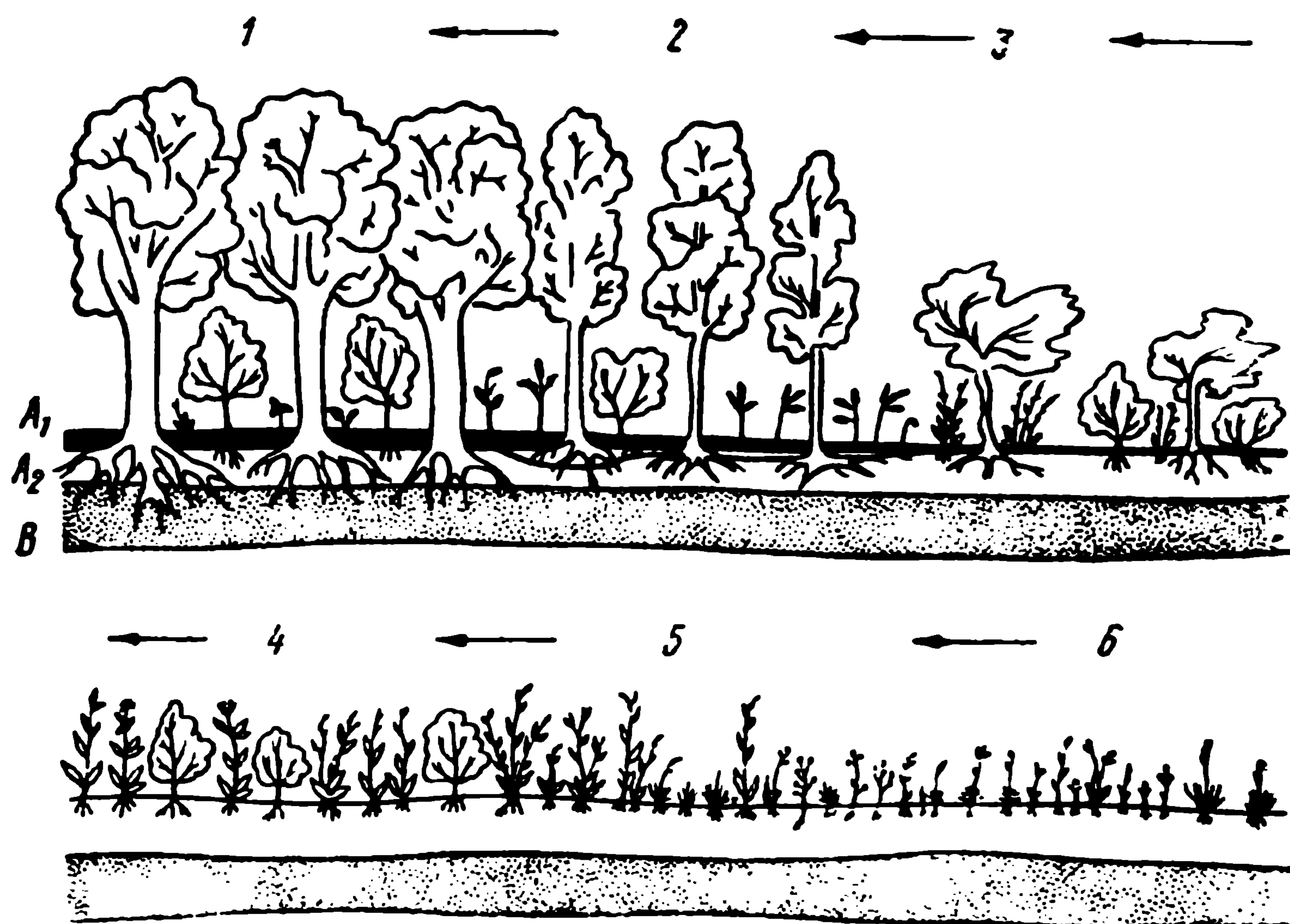


Рис. 115. Ярусность в лесной серии сукцессий (по Дансеро):
1 — климакс — сообщество из *Acer*, 2 — сообщество *Betula*, 3 — сообщество *Crataegus*, 4 — сообщество *Spiraea — Solidago*, 5 — сообщество *Poa — Festuca*, 6 — сообщество *Danthonia*

Смены могут быть прогрессивными и регрессивными. Под первыми обычно понимают такие смены, которые связаны с увеличением общей массы, производимой растительностью, и с усложнением строения фитоценоза.

На рис. 115 показана ярусность в лесной серии сукцессий. Показаны три горизонта почв (A_1, A_2 и B); растительность образует над поверхностью почвы по существу один ярус в пионерном сообществе *Danthonia* (6), но число ярусов возрастает до четырех, отчетливо различимых в лесу из клена (климакс-сообщество по терминологии, введенной английскими и американскими авторами): травы, кустарники, низкие деревья, высокие деревья.

На рис. 116 показан ход вторичной сукцессии в предгорном районе юго-востока США (по Одуму и Джонстону). Растения-доминанты различных стадий сукцессии, начинающейся на заброшенных

полях хлопчатника, кукурузы и других культур, показаны на рисунке сверху.

Нижние чертежи содержат количественные данные. Слева показана относительная величина трех пионерных растений, достигающих доминантности в последовательные годы (Keever. 1950). Высота колонок соответствует средней высоте растений, их ширина — относительному диаметру стеблей. Последовательные смены от сосны к господству лиственных пород показаны справа (Oosting, 1942).

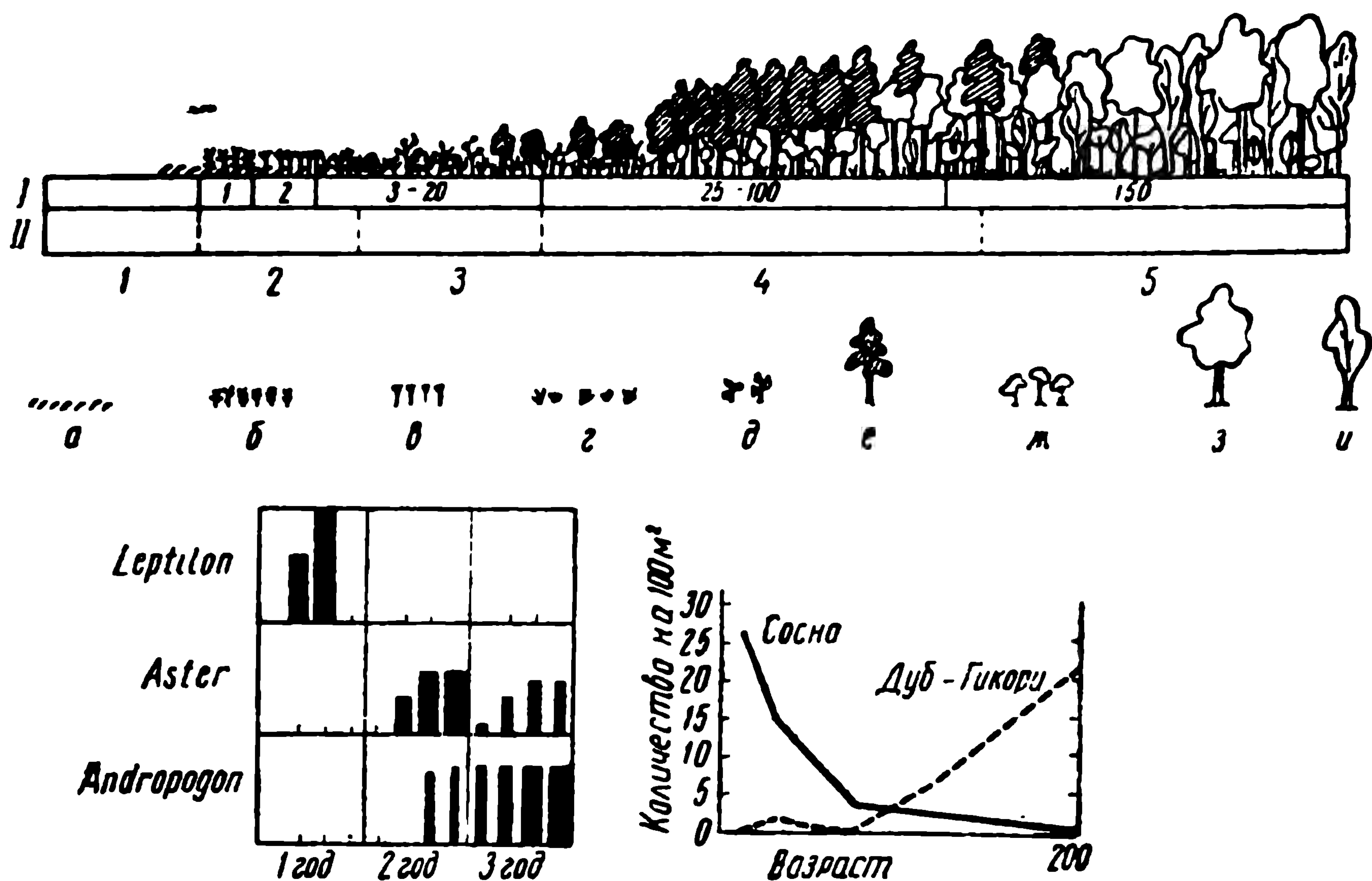


Рис. 116. Вторичная сукцессия в предгорном районе юго-востока Соединенных Штатов (по Одуму). *I* — возраст в годах; *II* — тип сообщества:

1 — обнаженное поле, *2* — травянистая растительность, *3* — травянисто-кустарниковая растительность, *4* — сосновый лес, *5* — климакс — дубово-гикориевый лес; *а* — *Digitaria sanguinalis*, *б* — *Leptilon* — *Erigeron*, *в* — *Aster*, *г* — *Andropogon*, *д* — кустарники, *е* — сосна, *ж* — лиственные породы подлеска, *з* — дуб, *и* — гикори

Смены, связанные с уменьшением растительной массы и упрощением строения фитоценоза, следует считать регрессивными.

Так, заселение растительностью скал служит примером прогрессивной смены, а заболачивание лесов — пример регрессивной смены. Человек заинтересован в том, чтобы направлять смены растительного покрова в сторону прогресса.

Многочисленные примеры сукцессий, преимущественно вторичных, были приведены ранее при характеристике влияния на растительный покров биотических и антропогенных факторов.

Знание направления, особенностей хода и темпа сукцессий необходимо для управления этими процессами. Вопросы возобновления леса, развития растительности на пастбищах, озеленения терриконов и выемок и многие другие могут быть разрешены только после тщательного изучения сукцессий.

Беспредельны ли сукцессии или они заканчиваются каким-либо фитоценозом, далее не меняющимся? Как проходят сами изменения?

Развитие, в том числе и развитие растительного покрова, никогда не останавливается. Растительный покров меняется в силу своего взаимодействия со средой (процессы сингенеза и эндоэкогенеза). Меняя среду, фитоценоз меняется сам.

Изменения в составе фитоценоза, более быстрые или более медленные, происходят непрерывно и постепенно, что особенно подчеркивается сторонниками теории континуума (Whittaker, 1953 и др.). Однако в ходе этого непрерывного развития неизбежно приходится выделять стадии, поскольку определенная группа видов, доминирующая в данный момент, уступает доминирование другой группе видов, а влияние первой группы уменьшается.

Если в силу каких-либо причин растительный покров нарушен, он восстанавливается относительно быстрыми темпами, но если таких резких нарушений нет, изменения растительного покрова протекают более медленно. Эти изменения происходят даже в тех случаях, когда климатические условия относительно постоянны. При этом фитоценоз изменяется за счет микроэволюции образующих его видов, т. е. путем все более глубоких приспособлений этих видов к условиям фитосреды и друг к другу. Однако темпы этих изменений неодинаковы. На участке, где растительный покров был уничтожен человеком, или на участке, первично лишенном растительного покрова, первые стадии сменяют друг друга через год — несколько лет, а далее процесс смен замедляется и более позднее стадии восстановления или формирования растительного покрова занимают десятилетия, а затем и столетия. Сложившиеся фитоценозы сменяют друг друга уже в течение тысяч, десятков и сотен тысяч лет. Наконец, продолжительность филоценогенетических смен соразмерна с продолжительностью геологических периодов.

Изменения фитосреды, вначале благоприятные для фитоценоза, затем могут стать для него неблагоприятными, что приводит к смене одного фитоценоза другим. Так, подводные луга, развивающиеся на дне водоема, способствуют его обмелению в первую очередь за счет увеличения мощности слоя ила на дне водоема. Когда в результате обмеления участок дна водоема, занятый подводными лугами, становится неблагоприятным для их произрастания, они сменяются сообществами растений с плавающими на поверхности воды листьями или растений, полупогруженных в воду.

В северных степях травянистая растительность, постепенно изменяя химизм почвы, вынося определенные минеральные питательные вещества на ее поверхность, создает условия, более благоприятные для существования кустарниковой растительности, чем для травянистой, вследствие чего происходят смены травянистых степей кустарниковыми.

Процесс создания фитоценозом неблагоприятных условий для своего существования на первых стадиях развития идет быстрее, при этом обычно быстрее изменяются и условия среды. Все это вле-

чет за собой более скорую смену одного фитоценоза другим; на более поздних стадиях развития фитоценоза эти процессы идут медленнее и соответственно более медленно идут смены стадий сукцессии. Причем вымирание видов под влиянием прямого неблагоприятного действия фитосреды, как правило, не наблюдается; постепенно фитосреда становится благоприятнее для видов, которые имеют в фитоценозе подчиненное значение, и менее благоприятной для видов, господствующих на данной стадии в фитоценозе. В результате первые получают преимущество в борьбе за существование со вторыми и постепенно вытесняют их.

Растения, которые при смене фитоценозов остаются в новых фитоценозах, приспосабливаются к новым условиям фитосреды и образуют новые биотипы и экотипы. Таким образом, в процессе смены фитоценозов происходит та микроэволюция, о которой говорилось ранее.

Постепенно в результате смены возникают фитоценозы, в наибольшей степени соответствующие условиям среды, как климатическим, так и эдафическим, а также состоящие из «подогнанных» к совместному обитанию видов. Такие сообщества оказывают весьма глубокие преобразующие воздействия на среду обитания, прежде всего на почву, которая, как указывает В. Д. Александрова (1964), «достигает максимальной степени выработанности, возможной при данных климатических условиях, качествах грунта и условиях увлажнения». Вполне понятно, что формируется не только фитоценоз, но и биоценоз и даже биогеоценоз в целом со свойственным этому ценозу фитоклиматом и гидрологическим режимом, преобразованным под влиянием ценоза. Эта стадия получила название климаксовой, климакса. Вполне понятно, что в силу своей «пригнанности» к условиям обитания климаксовая стадия гораздо более устойчива, чем начальная и переходные стадии данной серии. Тем не менее и климакс продолжает изменяться, хотя значительно более медленно, чем остальные стадии. Эти изменения объясняются тем, что никогда не прекращаются изменения внешних условий, вызывающие гологенез, и соответствующая перестройка фитоценоза. Именно так понимают климакс Ж. Браун-Бланке (Braun-Blanquet, 1951), А. Тенсли (Tansley, 1935), Р. Уиттекер (Whittaker, 1953). Это понятие соответствует «узловым сообществам» П. Д. Ярошенко (1961). Хотя в понимании климакса есть различные оттенки, но в данном значении он всегда выступает как заключительное сообщество частной смены, сукцессии, и объем его равен объему фитоценоза. Обычно за рубежом в этом случае говорят о поликлимаксе, поскольку смена в любых условиях приводит к своему климаксу и в каждой данной местности может одновременно существовать много климаксов: в плакорных условиях — один, в понижениях — другие, на склонах — третьи и т. д.

Иное понимание климакса у некоторых американских фитоценологов, прежде всего у Ф. Клементса (Weaver and Clements, 1938). Климакс, по Клементсу, соответствует формации в понимании американских авторов, т. е. зональному типу или в некоторых

случаях подтипу растительности в понимании советских исследователей. Так, формацией следует считать всю зональную растительность тундровой зоны или зональную растительность подзоны хвойных лесов, или зональную растительность подзоны широколиственных лесов. Климакс постоянен до тех пор, пока не изменится климатическая обстановка. В учении о климаксе движение стадий сукцессий сменяется покоем климакса. Правда, Уивер и Клементс считают, что равновесие климакса не статическое, а динамическое, но эту динамику климакса они понимают как модификации сообщества, его отклонения от средних особенностей строения в ту или иную сторону или как небольшие изменения, не разрушающие климакса, происходящие внутри структуры климакса. Стабильность климакса может быть нарушена только человеком или изменением климата. По представлениям Клементса и его сторонников, при изменении климата на большей части территории климакс не сохраняется и лишь в благоприятных эдафических условиях остаются реликты прежнего климакса, так называемые постклимаксы. Таким образом, представления Клементса могут быть сведены к тому, что без изменения климата или без воздействия человека зональная растительность не может смениться растительностью, свойственной другой зоне, например степная растительность не может смениться лесной без изменения климата.

Это представление получило название теории моноклимакса — единственного климакса. Согласно этим представлениям, каждая зона имеет лишь один климакс, к которому стремятся все серии сукцессий, в каких бы условиях они ни происходили. Таким образом, по Клементсу, и болота, и поемные луга и растительность склонов стремятся и в конце концов приходят к климаксу.

Таким образом, сторонники поликлимакса для всех местообитаний различают сообщества, находящиеся в условиях относительного соответствия местообитанию (климаксы), и сообщества, быстро изменяющиеся (стадии серии). Согласно этим воззрениям, каждое местообитание имеет свой климакс. Мы полагаем, что этим термином можно и следует пользоваться, понимая под климаксовыми такие сообщества, которые находятся в относительном соответствии с условиями существования и потому изменяются весьма медленно, значительно медленнее, чем сообщества, представляющие собой стадии сукцессионных серий.

С другой стороны, климакс в понимании Клементса представляет нечто совсем иное. Это понятие соответствует нашим представлениям о зональной растительности. Очевидно, в данном смысле целесообразно оставить этот привычный для нас термин — зональная растительность, зональная формация, зональный тип растительности, имея в виду, что совершенно не обязателен переход всех интразональных сообществ в зональные, как это следует из представлений Клементса.

Полностью же отказываться от термина «климакс» и заменять его синонимом, например «узловое сообщество» (П. Д. Ярошенко), на том основании, что некоторые зарубежные ученые вкладывали

в это понятие неверный, с нашей точки зрения, смысл, вряд ли целесообразно. Следует отметить, что в настоящее время сторонников теории моноклимакса по существу нет.

Очень близка к теории климакса теория подвижного равновесия растительного покрова, которая в 20-е годы была распространена в СССР, а за рубежом имеет хождение и в настоящее время. Эту теорию в Советском Союзе развивали А. А. Еленкин (1921) и Л. Г. Раменский (1925, 1935, 1937, 1938). Сочувственно относились к ней и некоторые другие исследователи. За рубежом ее развивали Р. Сернандер (Sernander, Швеция), А. Тенсли (Tansley, Англия), Каулс (Kowles, США) и др.

Согласно этой теории, все сообщества можно разделить на три категории: равновесные, равновесно-сменные и нарушенные (Алехин, 1928). Равновесные сообщества характеризуются тем, что их строение и состав колеблются около какой-то средней точки, представляющей как бы типичное состояние растительного покрова. К их числу относится большая часть фитоценозов.

Равновесно-сменные сообщества отличаются от равновесных тем, что сама точка равновесия постепенно смещается в каком-либо направлении, и колебание особенностей сообщества совершается вокруг этой движущейся точки. Примером равновесно-сменных сообществ могут быть фитоценозы поймы, где одни участки все время меняются в сторону высыхания, другие — в сторону заболачивания.

Нарушенными сообществами называют такие, которые из-за резкой смены условий выведены из состояния равновесия. Эти сообщества стремятся вернуться к тому состоянию равновесия, из которого они были выведены внешней по отношению к ним силой. Таковы сообщества, возникающие при распашке, порубках, пожарах и т. д. Сторонники этой теории, как и некоторые сторонники теории климакса, все развитие сообщества объясняют воздействием внешних факторов. При этом из их поля зрения полностью выпадает самодвижение, развитие фитоценоза в результате действия внутренних причин. Развитие сообществ оказывается возможным лишь тогда, когда среда меняется в определенном направлении (равновесно-сменные сообщества). Наконец, при резких сменах условий среды фитоценоз стремится вернуться к тому состоянию равновесия со средой, из которого он был выведен.

Таким образом, теория подвижного равновесия весьма близка к теории климакса в ее первоначальном варианте, когда полагали, что климакс не меняется без изменения внешних условий, и отличается от нее не принципиально, а лишь постановкой вопроса в другой плоскости. Равновесные сообщества соответствуют климаксу (поликлимаксу), но сторонники теории подвижного равновесия подчеркивают колебательные изменения этих сообществ вслед за колебаниями условий среды, а сторонники климакса — неподвижность этих сообществ без изменения условий среды.

В свое время теория подвижного равновесия в применении к растительным сообществам сыграла до некоторой степени положи-

тельную роль, так как заставила внимательнее присмотреться к погодичным, флюктуационным изменениям сообществ в зависимости от условий погоды разных лет, к влиянию на фитоценозы медленных изменений среды (например, в поймах рек). Однако разрешала она эти вопросы неправильно, с механистических позиций, недооценивая явления самодвижения, саморазвития фитоценозов.

Смена одного сообщества другим совершается в результате изменения конкурентных отношений между видами, образующими сообщество. При сукцессиях, за исключением катастрофических смен, происходящих, например, под влиянием наводнений, пожаров, смена одного сообщества другим идет постепенно: часть видов первого сообщества исчезает быстрее, часть — медленнее, часть остается в новом сообществе, нередко более или менее резко меняя свое фитоценотическое значение. При этом растения одного фитоценоза попадают в другой, конкурируют с компонентами последнего, вытесняют их, занимая их место. При успешном развитии этого процесса количество «наступающих» особей и видов все увеличивается, меняется и структура подвергающегося «агрессии» фитоценоза под влиянием изменения видового состава и соотношения видов, а также изменений среды, и в конечном итоге первый фитоценоз вытесняется вторым. Именно изменение не только видового состава, но и структуры (и сезонного хода развития) фитоценоза позволяет утверждать, что здесь имеет место не только борьба отдельных видов растений, но и фитоценозов в целом, представляющих определенные единства. Эта борьба фитоценозов осуществляется в конкретных условиях и нельзя считать один из фитоценозов во всех случаях более сильным, а другой более слабым. Сила и слабость фитоценозов зависят от экологических условий.

Как это следует из приведенных примеров, зачастую сменяют друг друга фитоценозы, относящиеся не только к разным формациям и разным классам формаций, но и к разным типам растительности. Примером служит смена травяного типа растительности древесно-кустарниковым типом на вырубках. При этом лучше говорить именно о сменах, а не о превращении одной ассоциации, формации и т. д. в другую. Например, лучше сказать, что березово-осиновый лес сменяется еловым, а не говорить, что березово-осиновый лес превращается в еловый.

Многочисленные вековые смены растительного покрова, происходившие в различных районах суши, могут быть до известной степени выяснены с помощью спорово-пыльцевого анализа, широко вошедшего в практику историко-фитоценологических исследований.

Некоторое представление о прежнем растительном покрове дают и так называемые реликтовые фитоценозы, сохранившиеся в том или ином районе от прошлых геологических периодов. Так, степные острова в долинах рек Амги (приток Алдана), Лены, Вилюя, Яны и по их склонам или в районе так называемой Кунгурской островной лесостепи (Пермская область) свидетельствуют о том, что степь ранее (очевидно, во время так называемого ксеротермического пустынно-степного периода) была здесь широко распрост-

ранена. Торфяные сфагновые болота, встречающиеся в подзоне южных степей (Кустанайская область, Казахская ССР), молоды, но они возникли в так называемом субатлантическом периоде, когда климат был значительно более влажным, чем в настоящее время (рис. 117). Сохранение таких реликтовых фитоценозов, чуждых общей климатической обстановке района (степи среди тайги, сфагновые болота среди южных степей), связано с местными условиями рельефа, почв, вод, создающими возможность сохранения здесь этих фитоценозов.

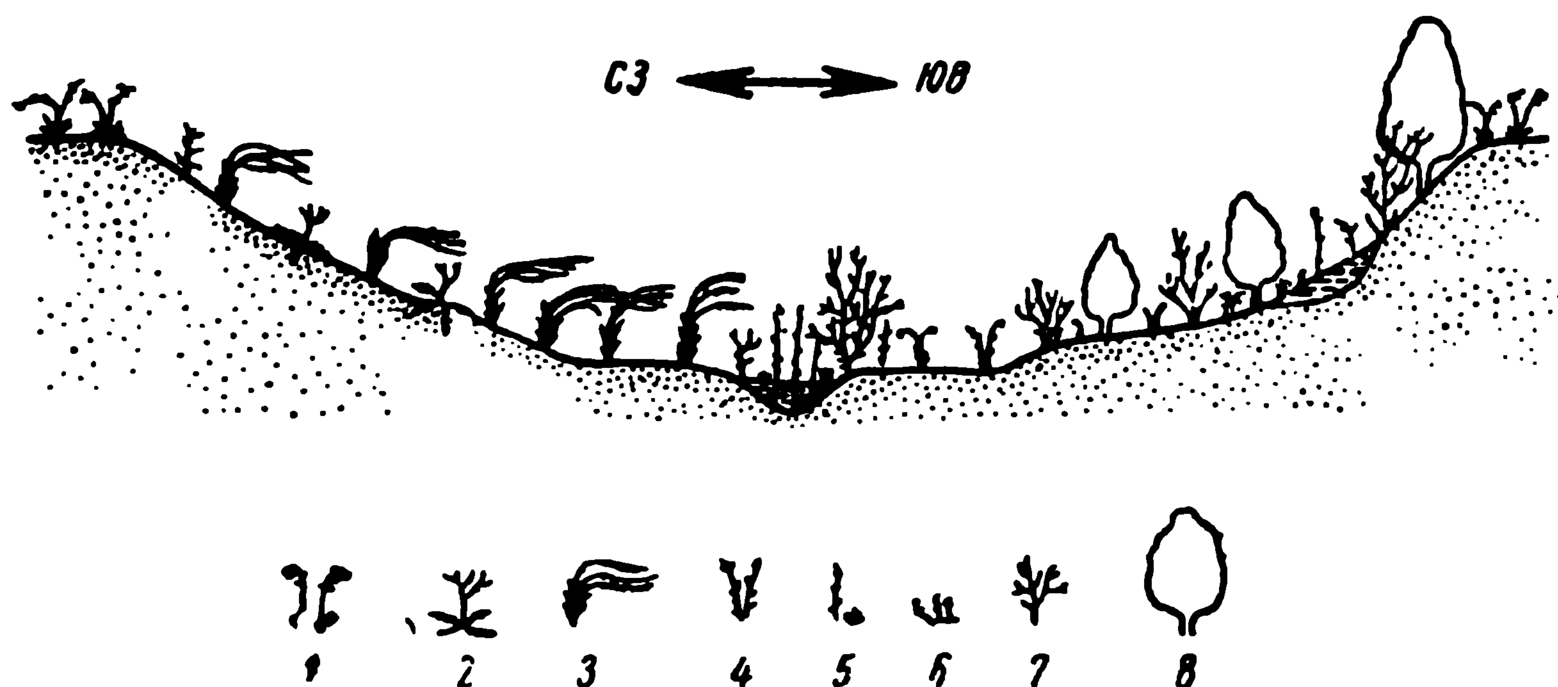


Рис. 117. Схематический профиль через долину ручья в южных степях Кустанайской области.

1 — ассоциация степного мятлика, *2* — солонцовая растительность, *3* — степная растительность, *4* — луговая растительность, *5* — прибрежная и болотная растительность, *6* — моховое болото, *7* — кустарники, *8* — деревья (по Воронову)

Американские исследователи расширяют понятие реликтовых фитоценозов, относя к ним и такие, которые уцелели от уничтожения человеком (невырубленные участки леса, участки нераспаханных прерий среди пашен и т. д.), но советские геоботаники под реликтовыми фитоценозами понимают только те, которые уцелели от прошлых геологических периодов.

От вековых смен следует отличать возникновение и эволюцию различных типов растительности.

Процесс формирования современных типов растительности связан с изменением лика Земли и эволюцией растительного мира. Детально эти вопросы рассматриваются в курсе палеогеографии (Марков, 1960).

Изучение динамики растительного покрова, различных смен как кратковременных, так и вековых, позволяет человеку овладеть этим процессом и направить развитие растительного покрова по тому пути, который наиболее целесообразен.

ГЛАВА 10
КЛАССИФИКАЦИЯ ФИТОЦЕНОЗОВ И СИСТЕМА ТАКСОНОМИЧЕСКИХ ЕДИНИЦ ФИТОЦЕНОЛОГИИ. НОМЕНКЛАТУРА ФИТОЦЕНОЛОГИЧЕСКИХ ЕДИНИЦ

АССОЦИАЦИЯ

Основная единица в фитоценологии — растительная ассоциация, обычно называемая просто ассоциацией.

Понимание ассоциации учеными различных фитоценологических школ и принципы ее выделения неодинаковы.

На Брюссельском ботаническом конгрессе в 1910 г. было предложено считать ассоциацию основной единицей растительного покрова. Принятое конгрессом определение этого термина таково: «Ассоциация есть растительное сообщество определенного флористического состава с особыми условиями местообитания, особой физиономией». Это определение в достаточной степени нечетко, поскольку ничего не говорится о том, какова должна быть степень однородности флористического состава, что такое особые условия местообитания и особая физиономия (облик сообщества).

Большинство советских ученых прежде всего считает, что ассоциация — типологическая единица, тип фитоценоза. Если каждый фитоценоз конкретен, то ассоциация в одно и то же время, как указывает П. Д. Ярошенко (1962), «в некоторой мере абстрактна как тип фитоценозов и в то же время конкретна как их совокупность». Каждый фитоценоз, относящийся к той или иной ассоциации, наряду с общими, свойственными всем сходным фитоценозам признаками, может обладать и некоторыми случайными, индивидуальными, которые при характеристике ассоциации отбрасываются. В. В. Алехин (1928 и др.), отмечая, что ассоциация представляет совокупность своих конкретных участков (школа В. В. Алехина название «участок ассоциации» предпочитает наименованию «фитоценоз»), не указывает, что она в то же время является их типом.

Наиболее четко формулирует основные особенности ассоциации В. Н. Сукачев, который в 1938 г. писал: «...растительная ассоциация, или тип фитоценоза, объединяет фитоценозы, характеризующиеся однородным составом, строением и в основном одинаковым сложением составляющих их синузий и имеющие одинаковый ха-

рактер взаимоотношений как между растениями, так и между ними и средой».

Сходное, но более детализированное определение дает А. П. Шенников (1964). Он пишет: «К одной ассоциации относятся фитоценозы, сходные по господствующим в каждом ярусе и синузии видам растений (доминантам), находящимся в близких количественных соотношениях, сходной жизненности, при значительном сходстве состава сопровождающих (менее обильных) видов и их количественных соотношений. Другими словами — к одной ассоциации относятся фитоценозы сходного (по доминантам и субдоминантам) состава и строения, отражающего сходство взаимоотношений между растениями в данных сходных условиях существования (биотопа, местообитания). Близкие по этим признакам ценозы сходны и по внешним физиономическим чертам. К этим статистическим признакам сходства следует прибавить динамические: сходство амплитуды сезонных и разногодичных изменений, сходное положение в сукцессионных рядах, сходная реакция на внешние стихийные и антропогенные воздействия».

Из этих определений явствует, что ассоциация включает фитоценозы, сходные по своему флористическому составу, структуре, сезонной и разногодичной динамике и по условиям существования.

Разберем несколько подробнее эти признаки.

Примером ассоциации может служить степная ассоциация ковыля красноватого (*Stipa rubens*) со степным разнотравьем, приуроченная в Казахстане обычно к плоским понижениям рельефа. В этой ассоциации среднее проективное покрытие составляет 65%, средняя высота травостоя — 30—35 *см*, среднее число видов на 100 $м^2$ — 33. Обилен ковыль красноватый (*S. rubens*), довольно обильны типчак (*Festuca sulcata*) и осока низкая (*Carex supina*). Редки из злаков волоснец узкий (*Elymus angustus*), тонконоги стройный (*Koeleria gracilis*) и жестколистный (*K. sclerophylla*), мятлик степной (*Poa stepposa*), ковыль-волосатик (*Stipa capillata*); из осок — осока ранняя (*Carex praecox*); из разнотравья — полыни австрийская (*Artemisia austriaca*) и Лессинга (*A. lessingiana*), подмаренник русский (*Galium ruthenicum*). Растительный покров четырехъярусный. Первый ярус фрагментарен. Он образован единичными кустами ракитника русского (*Cythisus ruthenicus*) и спиреей (*Spiraea hypericifolia* и *S. crenifolia*), второй — ковылями и более высокорослыми видами разнотравья, третий — типчаком и более низкорослыми видами разнотравья, четвертый — мелкими травами вроде спорыша (*Polygonum patulum*) и др. Весной в этой ассоциации цветут эфемеры, а также луковичные — тюльпаны (виды *Tulipa*). В течение лета сменяют друг друга несколько групп цветущих растений; к осени зацветают полыни и некоторые другие поздно цветущие виды. В разные годы в зависимости от особенностей весны то возрастает, то падает обилие развивающих надземные части весенних эфемероидов и цветущих весенних эфемеров. Летом также в зависимости от количества выпадающих осадков то

более мощно развиваются злаки, то представители южного бескрасочного разнотравья — полынь Лессинга и некоторые другие.

Особо следует сказать о роли условий существования в качестве одного из признаков ассоциации. Следует иметь в виду, что растительный покров преобразует первичные условия существования, т. е. экотоп. В связи с этим вполне возможно, что несколько различные по своим особенностям экотопы будут нести одинаковые или настолько сходные друг с другом сообщества, что их следует относить к одной и той же ассоциации. С другой стороны, вероятен (хотя и более редок) случай, когда одинаковые или очень сходные экотопы в результате развития растительного покрова оказываются занятыми сообществами, относящимися к различным ассоциациям. Поэтому в целом, очевидно, множество ассоциаций меньше, чем множество экотопов. Кроме того, классификация фитоценозов не может строиться только на признаках их местообитаний.

ДИСКРЕТНОСТЬ И НЕПРЕРЫВНОСТЬ РАСТИТЕЛЬНОГО ПОКРОВА

В отличие от организмов, которые по своей природе дискретны, поскольку представляют отграниченные в пространстве и во времени (т. е. смертные) особи, фитоценозы образуют сплошной ковер на суше земного шара, прерывающийся лишь там, где он уничтожен человеком или где условия крайне неблагоприятны. В связи с этим выделение единиц растительного покрова довольно затруднительно.

Первоначально существование дискретных единиц (еловый лес, сосновый лес, верещатник и пр.) не вызывало сомнений, и расчленение растительного покрова на сообщества было необходимо для того, чтобы разобраться в его многообразии. Такие сообщества затем объединялись по сходству в типологические единицы, получившие наименование ассоциаций, формаций и пр. Эта же тенденция ярко выразилась в исследованиях основных геоботанических школ: советской (Алехин, Сукачев), англо-американской (Клементс), франко-швейцарской (Браун-Бланке) и скандинавской, или упсальской (Дюрье). Однако в начале XX в. разрабатывается (Раменский, 1910, 1915, 1924 и др.; Gleason, 1917, 1926 и др. и ряд других исследователей) прямо противоположная концепция — концепция непрерывности растительного покрова. При этом говорится о непрерывности топографической (пространственной) — топографическом континууме, о непрерывности временной или темпоральной — временном континууме и, наконец, о непрерывности таксономической, т. е. о том, что достаточно полно собранные описания растительных сообществ не позволяют выделить среди них хорошо очерченные типологические единицы, а образуют непрерывный варьирующий ряд. Большая часть сторонников этой концепции отстаивала существование всех видов континуума, однако Глисон

считал, что в природе существуют ясно различающиеся сообщества, одновременно признавая континуум таксономический.

Сторонники этой концепции основывались на индивидуальных экологических особенностях каждого вида растения и на непрерывном изменении факторов среды, а за ними и растительного покрова от места к месту и во времени. На этой же позиции стояли Д. Кертис (Curtis, 1955), Р. Уиттекер (Whittaker, 1953, 1956).

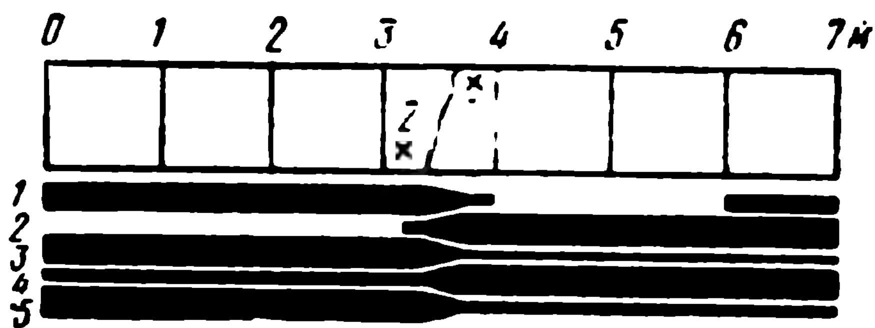


Рис. 118. Резкая граница между фитоценозами соснового леса на песчаной дюне в районе Стокгольма (Du Rietz, 1921):

1 — *Calluna vulgaris*, 2 — *Empetrum nigrum*, 3 — *Cladonia rangiferina*, 4 — *Cl. sylvatica*, 5 — *Hylocomium parietinum*. Косой линией показана граница между фитоценозами; крестиками обозначены последние побеги вереска и водяники. Ширина черных полос выражает степень обилия видов

Сторонники обеих точек зрения приводили доказательства их правомерности. Так, Г. Дюрье (Du Rietz, 1921) собрал многочисленные данные о резкости границ между сообществами (рис. 118). На рисунке четко видна граница между двумя ассоциациями соснового леса.

В свою очередь приводились многочисленные доказательства индивидуальности экологических особенностей растений и существования континуума как следствия этой индивидуальности (рис. 119).

При этом следует указать, что исследователи работали на разных объектах. Так, Дюрье имел дело или с лесами, или с очень мало вегетативно подвижными сообществами лишайников, Раменский же исследовал по преимуществу луговую растительность, где границы между сообществами в значительной степени расплывчаты. Данные, полученные на определенных сообществах, исследователи распространяли на весь растительный покров, что вряд ли правильно.

В действительности непрерывность растительного покрова, несомненно, существует. Но тем не менее в нем выделяются участки однородные по составу, характеру сезонных и разногодичных изменений, связям со средой и другим особенностям. Такие участки чаще всего связаны с соседними непрерывными переходами (а иногда и довольно резкой границей), но эта переходная полоса, имея разную ширину, в то же время, как правило, значительно более узкая, чем те участки, между которыми она развита. Таким образом, растительный покров, хотя и непрерывен, но состоит из относительно однотипных участков, отделенных один от другого то резкими, крутыми, то плавными и постепенными переходами. Варьируют не только ширина перехода, но и его качественные особенности.

А. А. Ниценко (1948) различал границы между фитоценозами резкие, мозаичные, диффузные и каемчатые.

Резкие границы характеризуются практически полным отсутствием переходной полосы между сообществами. Они чаще всего наблюдаются в тех случаях, когда по крайней мере одно из двух граничащих сообществ имеет такой эдификатор, который весьма сильно преобразует среду. В этих случаях граница распространения эдификатора обычно и есть граница сообщества. Правда, как указывал Л. Г. Раменский (1938), и в этих случаях может быть так называемое «окраинное уклонение», связанное с внедрением эдификатора одного сообщества в другое.

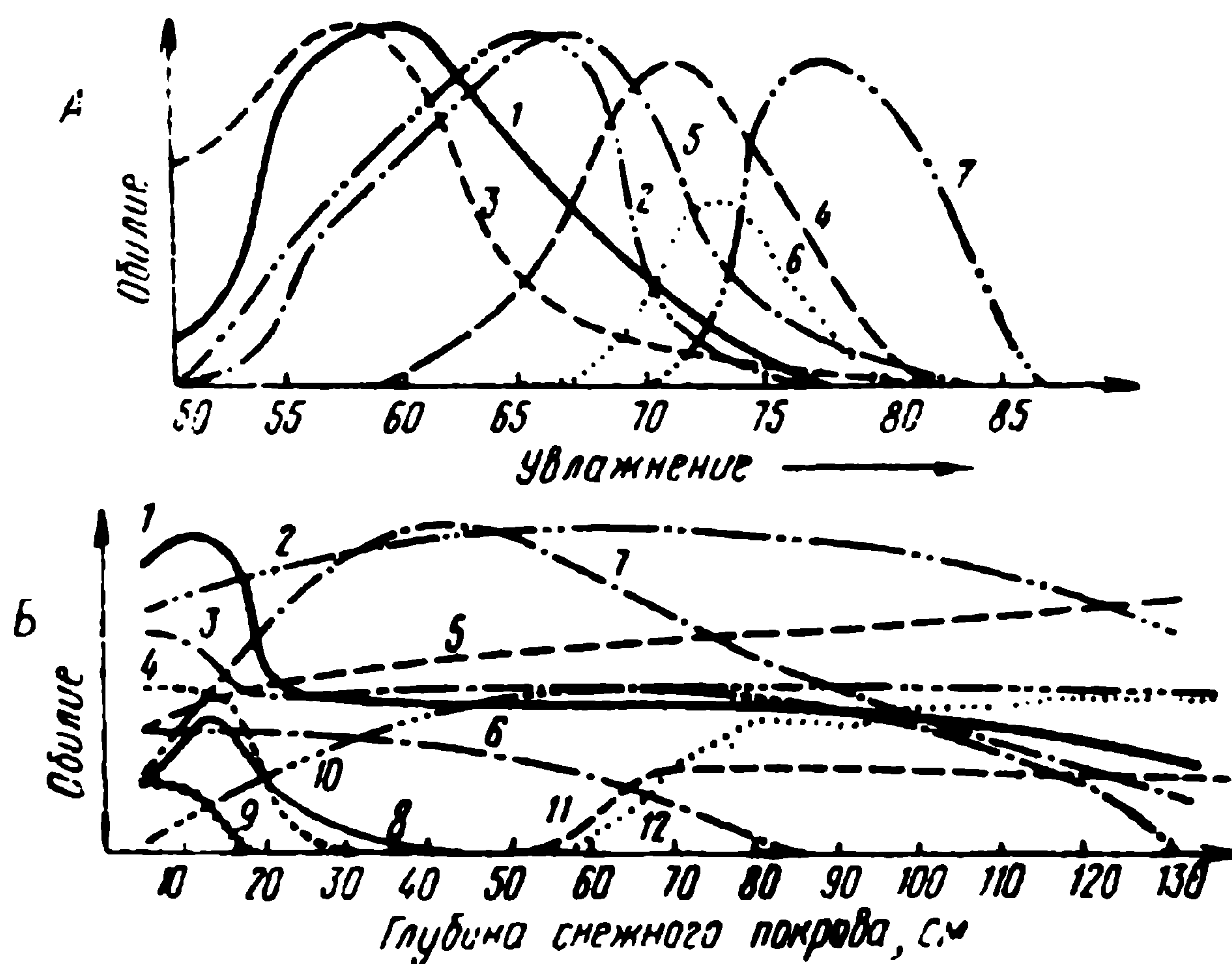


Рис 119. Иллюстрация проявления пространственного растительного континуума как следствие экологической индивидуальности видов. *А* — зависимость обилия видов на лугу от степени увлажнения (по Раменскому, 1938):

1 — Trifolium repens, 2 — Deschampsia caespitosa, 3 — Festuca rubra, 4 — Alopecurus geniculatus, 5 — Ranunculus acer, 6 — Ranunculus flammula, 7 — Carex vesicaria; цифры на оси абсцисс — ступени увлажнения.

Б — зависимость обилия видов в арктической тундре от глубины снежного покрова (по Александровой, 1965):

1 — Potentilla emarginata, 2 — Alopecurus alpinus, 3 — Papaver polare, 4 — Draba pohlei, 5 — Ranunculus nivalis; 6 — Cerastium bialynickii, 7 — Salix polaris, 8 — Deschampsia brevifolia, 9 — Androsace triflora, 10 — Juncus biglumis, 11 — Phippsia algida, 12 — Ranunculus pygmaeus

Мозаичная граница отличается от резкой тем, что близ линии контакта двух фитоценозов наблюдается внедрение фрагментов одного из ценозов в пределы другого, одностороннее или двустороннее.

Каемчатые границы характеризуются тем, что у контакта двух фитоценозов имеется одна или несколько каемок, образованных фитоценозами, отличающимися от тех, которые граничат друг с

другом. Так, А. А. Ниценко (1948) наблюдал на границе между верховым болотом и верещатником две каймы: одну, образованную голубикой, и вторую, образованную черникой и вереском.

Наконец, при диффузных границах один фитоценоз постепенно, через переходную полосу сменяется другим. Такие границы часто бывают на лугах, в степях и других фитоценозах.

Таким образом, границы между фитоценозами различаются не только по степени плавности или резкости, но и по качественным особенностям.

Какими же причинами обусловлены относительно резкие границы, существующие между фитоценозами, образующими непрерывное целое, но тем не менее вполне различимыми в пределах этого целого? Причины эти следующие: 1) резкие перепады самих особенностей внешней среды (переход от одних почв к другим, резкие изменения рельефа и пр.); 2) средообразующее влияние растений-эдификаторов и конкурентные отношения между доминирующими видами, что приводит к более резким границам между сообществами по сравнению с границами экотопическими; 3) наличие исторически сложившихся сочетаний растений в пределах фитоценозов (например, синузий) и существование сопряженности между видами, образующими сообщества, благодаря чему граница существования одного вида в то же время оказывается границей существования целой группы видов; 4) наличие переломных точек в ходе изменения прямодействующих режимов среды, т. е. таких значений этих режимов, при которых происходят резкие качественные изменения характера растительного покрова (Александрова, 1969).

ТАКСОНОМИЧЕСКИЕ КАТЕГОРИИ. ПРИНЦИПЫ КЛАССИФИКАЦИИ

Большинство геоботанических школ в качестве основной таксономической единицы растительного покрова принимает ассоциацию (лишь скандинавская школа наименьшей типологической единицей считает социацию), однако и принципы выделения ассоциаций, и, следовательно, их объем, и принципы их объединения в более крупные таксономические категории у разных школ нередко значительно различаются.

Принимаемая нами система фитоценологических таксономических единиц построена по принципу соподчинения категорий

Как указывает А. А. Ниценко (1959), возможны разные подходы к построению классификаций фитоценозов: флористический, структурно-флористический, эколого-физиологический, экологический, эколого-флористический, генетический и хозяйственный. Не вдаваясь в детали этих классификаций, общий смысл которых ясен из их названий, отметим, что следует стремиться создать естественную классификацию, т. е. такую, которая будет отражать фитоценотическое сходство тем большее, чем меньше объем таксономической единицы, и тем меньшее, чем более высокий ранг имеет единица

классификации. Множественность принципов показывает, что естественных классификаций фитоценозов может быть много. Одни из них, построенные на основных признаках фитоценозов, более удачны, другие, построенные на второстепенных признаках, менее удачны. Системы, построенные на совокупности существенных признаков, получают широкое распространение.

Следует четко представлять, что любая естественная классификация фитоценозов строится на признаках самих фитоценозов, и поэтому классификации, которые А. А. Ниценко называет экологическими, т. е. целиком построенные на особенностях биотопов, в которых обитают фитоценозы (характер засоления, механический состав и степень увлажнения почв, температурный режим и пр.), являются не классификациями растительности, а классификациями местообитаний растительности.

Что касается генетической классификации фитоценозов, то ее построение сильно затруднено тем, что отдельные фитоценозы, относящиеся к одной и той же ассоциации, часто имеют разное происхождение, что никогда не наблюдается для видов животных и растений. То же самое можно сказать и о более крупных единицах таксономической системы. Это полифилетическое происхождение ассоциаций и других фитоценологических единиц не позволяет строить генетическую классификацию так, как ее строят в биологии — в виде родословного древа. Последнее резко уменьшает целесообразность построения такой генетической системы.

В зависимости от принципов построения классификационной схемы за ее основу принимают разные диагностические признаки или их сочетания: определенный флористический состав; степень флористической насыщенности; соотношение обилия компонентов фитоценоза; набор доминантов и эдификаторов; преобладающие жизненные формы; характер распределения растений (зарослевость, диффузность и т. д.); степень сомкнутости напочвенного покрова, травостоя, яруса кустарников, древостоя; степень замкнутости сообщества в целом и его отдельных ярусов; ярусное сложение, его специфика; мозаичность, синузиальность и консортивность сообщества; характер расположения и взаимоотношения корневых систем различных видов; сезонная ритмика фитоценоза; его разногодичная изменчивость; качественные и количественные особенности возобновления, в частности развитие подроста; специфика сукцессий, в которых фитоценоз принимает участие, и некоторые другие.

Не все перечисленные признаки могут быть использованы при выделении типов растительности и для всех ступеней таксономической системы. Так, для просто устроенных и включающих небольшое число видов пустынных фитоценозов особое значение при классификации имеют жизненные формы, для очень сложных влажных тропических лесов — структура сообщества и, вероятно, его видовой состав.

Для более низких ступеней системы имеют значение такие признаки, как видовой состав, структура, степень сомкнутости, характер доминантов и эдификаторов, для более высоких — жизненные

формы, сезонная ритмика, структура и пр. Чаще всего при классификации растительности учитывают 2—3 признака, редко более.

Советская фитоценологическая школа строит классификации по принципу фитоценотического сходства, которое выражается в общности доминантов, эдификаторов и жизненных форм, а для единиц более высокого ранга — в экологической и физиологической близости эдификаторов.

Франко-швейцарская школа существенное значение придает видам, имеющим высокую степень верности, — характерным, а также видам, отличающим один фитоценоз от другого, — дифференциальным; скандинавская — константности видов. Англо-американская школа по принципам выделения таксономических единиц в общем ближе других школ к советской.

Остановимся на характеристике этих признаков.

Верность вида — показатель степени привязанности его к определенной ассоциации. Этот признак был впервые выдвинут Ж. Браун-Бланке (Braun-Blanquet, 1918) и широко используется учеными франко-швейцарской фитоценологической школы, а в последнее время завоевывает широкое признание как в разных странах Европы, так и на других континентах. Появились работы, выполненные с учетом характерных видов, и в СССР.

Ж. Браун-Бланке предложил следующие пять баллов в трех ступенях верности видов.

Характерные виды:

5 — виды, встречающиеся исключительно в данной ассоциации;

4 — виды, встречающиеся преимущественно в данной ассоциации, но также, хотя и редко, в других, близких ассоциациях;

3 — виды, встречающиеся во многих ассоциациях, но все же предпочитающие данную ассоциацию.

Сопутствующие виды:

2 — виды, встречающиеся в очень многих и очень различных ассоциациях.

Случайные виды:

1 — виды, случайно попавшие в ассоциацию, чуждые ей.

Т. М. Липпмаа (Lippmaa, 1933) считает возможным ограничиться тремя степенями верности, выделяя виды характерные, сопутствующие и случайные.

Степень верности видов устанавливается на основе сравнения видового состава разных ассоциаций. Сравнивая списки видов по возможности всех ассоциаций (именно ассоциаций, а не конкретных фитоценозов) данного района, ставят каждому виду балл верности, указывая, для какой ассоциации он характерен. Этому, естественно, предшествует составление списков видов конкретных фитоценозов и их сравнение с целью выяснения, к какой ассоциации относятся те или иные фитоценозы.

Виды, имеющие в данной ассоциации балл верности 5, т. е. встречающиеся только в ней, обычно редки, так как имеют очень узкую экологическую амплитуду. В то же время эти виды, несомненно,

наиболее хорошие индикаторы именно в силу того, что они индицируют очень узкий круг условий.

Виды, имеющие баллы верности 4 и 3, также характерные для данной ассоциации, относятся к наиболее обычным видам этой ассоциации и даже могут быть ее эдификаторами, хотя последнее не обязательно. Может быть и такой случай, когда сообщества, объединяемые в одну ассоциацию, т. е. с одинаковым набором характерных видов, различаются по своим эдификаторам. Так, школа Браун-Бланке к одной ассоциации может отнести участки соснового и широколиственного леса в том случае, когда набор характерных видов (из числа кустарников и травянистых растений) одинаков и достаточен для объединения этих участков.

Количество видов с высшей оценкой верности 5 по отношению к той или иной ассоциации обычно невелико, гораздо больше видов с этой оценкой верности по отношению к более высоким таксономическим единицам, которые у Браун-Бланке и его последователей носят названия союз, порядок, класс, округ; при этом для союза оно выше, чем для ассоциации, для порядка выше, чем для союза и т. д.

Различают три степени верности: локальную (местную), областную в пределах географической области, например Западной Европы, Центральной Европы и т. д.) и общую (по всему ареалу данного вида). Отметка областной верности обычно ниже, чем отметка локальной верности, а отметка общей верности ниже, чем отметка областной верности.

Характерные виды чаще всего служат индикаторами каких-либо свойств среды данного фитоценоза. Присутствие характерных видов в данном фитоценозе может объясняться особыми физико-географическими свойствами местообитания; прямой зависимостью от других организмов; конкуренцией, возрастом ассоциации (в частности, присутствие в ней реликтов, эндемиков); явлением видообразования (присутствие новых видов в ассоциации); совпадением ареалов вида и ассоциации (Вальтер — Алехин, 1936).

Представители франко-швейцарской школы считают признак верности настолько важным, что включают его в определение ассоциации. Это основной признак, по которому фитоценозы объединяются в ассоциации.

При сравнении видового состава двух пробных площадей, заложенных в одном или нескольких фитоценозах, т. е. для получения дополнительной характеристики различий в видовом составе между фитоценозами, относящимися к различным ассоциациям, пользуются коэффициентами общности и дифференциальности.

Коэффициент общности — это количество видов, общих для пары пробных площадей, выраженное в процентах от числа всех видов на обеих площадках. Широко используют коэффициент общности Жаккара (Jaccard), формула которого выглядит так:

$$K_0 = \frac{c \times 100}{a + b - c},$$

где a — число видов на первой площади, b — число видов на вто-

рой площади, c — число общих для этих двух площадей видов (следовательно, $a+b-c$ — общее число видов для обеих площадей).

Есть и другая формула для определения коэффициента общности, авторство которой приписывается то Серенсену, то Чекановскому (Грейг-Смит, 1967):

$$K_о = \frac{2c}{a+b} \times 100.$$

Нетрудно убедиться, что при вычислении коэффициента общности по двум этим формулам получаются несколько различные результаты. Так, при $a = 80$, $b = 60$ и $c = 50$ коэффициент общности, по Жаккару, будет равен 77,8%, а по Серенсену — Чекановскому — 71,4%. Применяются обе формулы.

Применение коэффициентов общности возможно при равенстве сравниваемых площадей. Если же площади не равны, то на большей из них может присутствовать один или несколько редких видов, не попавших на меньшую площадь. Но даже тогда, когда обе площади заложены в одном и том же сообществе и имеют одинаковые размеры, их видовой состав может не быть тождественным из-за неравномерного распределения некоторых видов растений. В этом случае, как и в первом, величина коэффициента общности будет менее 100%. Во втором случае она оказывается связанной с отношением между числом видов и числом особей.

Коэффициент общности вычисляют отдельно для каждой пары фитоценозов, например, для первого и второго, для первого и третьего, для первого и четвертого, для второго и третьего, для второго и четвертого, для третьего и четвертого. Затем вычисляют средний коэффициент общности для данной ассоциации, если все пробные площади находятся в пределах одной ассоциации.

В 1957 г. Л. Кох (Koch, 1957) предложил метод оценки флористического сходства целой серии описаний. Свой показатель он назвал индексом биологической дисперсии (IBD):

$$IBD = \frac{(T-S)}{S(n \quad 1)} \quad 100,$$

где S — общее число видов в n описаниях, а $S_1, S_2, \ldots, S_n$ — число видов в соответствующих описаниях, $T = \sum_{i=1}^{n} S_i$, т. е. сумме S_1, S_2, $\ldots$, S_n. Если в описаниях совершенно нет общих видов, то $T = S$ и $IBD = 0$. Если во всех описаниях одинаковы все виды, то $IBD = 100\%$. Эта формула удобна для оценки суммарной общности целой серии сообществ. При $n = 2$ эта формула превращается в коэффициент общности Жаккара (Василевич, 1969).

Коэффициент дифференциальности $K_д$ показывает степень различия видового состава двух фитоценозов, относящихся к одной или разным ассоциациям. Если воспользоваться теми же обозначениями, которые были употреблены для коэффициента общности, то

коэффициент дифференциальности выразится следующей формулой:

$$K_д = \frac{a + b - 2c}{a + b - c} \times 100,$$

при этом $a + b - 2c$ — это сумма видов, которые встречаются либо только на первой, либо только на второй пробной площади (без общих видов).

Коэффициенты общности (по Жаккару) и дифференциальности выражаются в процентах и в сумме составляют 100. Поэтому, зная один из них, очень просто вычислить другой по формуле

$$K_д = 100 - K_о.$$

Кроме коэффициента общности вычисляют и коэффициент сходства по формуле Штейнгауза (Ярошенко, 1961):

$$P = \frac{2 \times c}{a + b} \times 100,$$

где P — коэффициент сходства, выраженный в процентах, $a + b$ — сумма степеней проективного покрытия обеих сравниваемых площадей и c — сумма степеней проективного покрытия видов, общих для обеих площадей. При этом степень проективного покрытия обычно определяется в баллах по комбинированной шкале Браун-Бланке (см. выше). Следует указать, что операции с баллами вряд ли правомерны, но в качестве некоторого приближения указанный показатель может быть принят.

Коэффициенты общности, дифференциальности и сходства применяют при оценке степени сходства и различия двух описаний, получая дополнительный материал при решении вопроса, относятся ли эти описания к фитоценозам одной ассоциации или различных ассоциаций.

Поскольку между «индивидуумами» (как их называл Браун-Бланке), относящимися к одной ассоциации, полного тождества обычно нет, имеются виды, встречающиеся на всех или почти на всех участках, относящихся к данной ассоциации, и виды, встречающиеся лишь на некоторых участках (дифференциальные виды, разделяющие друг от друга варианты ассоциации — субассоциации).

Константность характеризует распределение видов по сообществам, относящимся к данной ассоциации, в отличие от встречаемости, которая характеризует распределение видов в пределах одного фитоценоза (см. ниже). Поэтому константность, как и верность — одна из характеристик ассоциации. Дюрье назвал константами виды, которые встречаются на 91—100% участков, свойственных данной ассоциации. Эти виды составляют X класс константности. Всего же Дюрье насчитывает десять классов константности (IX — присутствие на 81—90% участков ассоциации, VIII — на 71—80% и т. д.).

Скандинавские авторы придавали константам очень большое значение и считали, что ассоциация — это растительное сообщество с определенными константами и определенной физиономией

(в более поздних работах Дюрье предлагает различать фитоценозы по константным доминантам, а не по константам вообще). При этом они полагали, что на каждом участке ассоциации (в каждом фитоценозе, относящемся к данной ассоциации) константы составляют значительную часть общего количества видов и главную часть растительной массы. По их данным, если в различных участках одной и той же ассоциации закладывать по одной площадке одинаковой величины, то при увеличении размеров этих площадок (но при сохранении их общей площади, например, при закладке 200 площадок по 0,25 *м*², затем 100 площадок по 0,5 *м*², 50 площадок по 1 *м*² и т. д.) количество констант сначала будет возрастать, а затем после достижения площадками определенной величины останется неизменным. Так, по Дюрье, в ассоциации леканоры обожженной (*Lecanora deusta*) количество констант при размерах площадок по 1 *см*² было равно 1, при 4 *см*² — 2, при 25 *см*² — 3, при 1 *дм*² — 4, при 4 *дм*² — 6, при 25 *дм*² — 10, при 1 *м*² — 13, при 4 *м*² — 13 и при 16 *м*² — 13. Таким образом, количество констант в этой ассоциации становится постоянным на площадках 1 *м*² и более.

Наименьшую площадь, на которой выявляются все константы данной ассоциации, Дюрье назвал минимальным ареалом (минимум-ареалом) ассоциации. Его размеры, по Дюрье, составляют обычно 1—4 *м*², редко, в наиболее флористически богатых ассоциациях (некоторые луга и др.), 16 *м*².

Для определения констант и минимум-ареала ассоциации в различных фитоценозах, относящихся к данной ассоциации (в разных участках ассоциации), закладывают одинаковые по величине площадки по одной в каждом фитоценозе, сначала мелкие, затем все более крупные. Количество констант определяют в первую очередь на наиболее мелких площадках, например 0,25; 0,5; 1,0; 2,0 *м*² и т. д., каждый раз уменьшая число площадок вдвое и каждый раз составляя полные списки видов на всех площадках. Размеры площадок увеличивают до тех пор, пока количество констант не станет постоянным. Размеры минимум-ареала не превышают размеров той площадки, на которой количество констант достигло постоянной величины. В приведенном примере величина минимум-ареала лежит между 25 *дм*² и 1 *м*².

Некоторые авторы, например Б. А. Быков (1957), смешивают константность со встречаемостью и выделяют классы константности на основе изучения встречаемости. Однако эти понятия резко различны. Для вычисления встречаемости закладывают большое количество площадок в каждом фитоценозе, относящемся к данной ассоциации, и вычисляют встречаемость (локальная встречаемость) для каждого участка данной ассоциации отдельно. Общая же встречаемость представляет собой не что иное, как среднее из значений локальной встречаемости, полученных в разных фитоценозах данной ассоциации.

Константность же вычисляют на основе сопоставления данных по пробным площадкам определенных размеров (не менее площа-

ди минимум-ареала), заложенным по одной в каждом участке данной ассоциации. Для распределения видов по классам константности (по данным скандинавских авторов) характерна двувершинная кривая: число видов с высокой и с низкой константностью велико, число видов со средней константностью меньше. А. П. Шенников (1964) также пишет о вогнутости и асимметричности кривой константности.

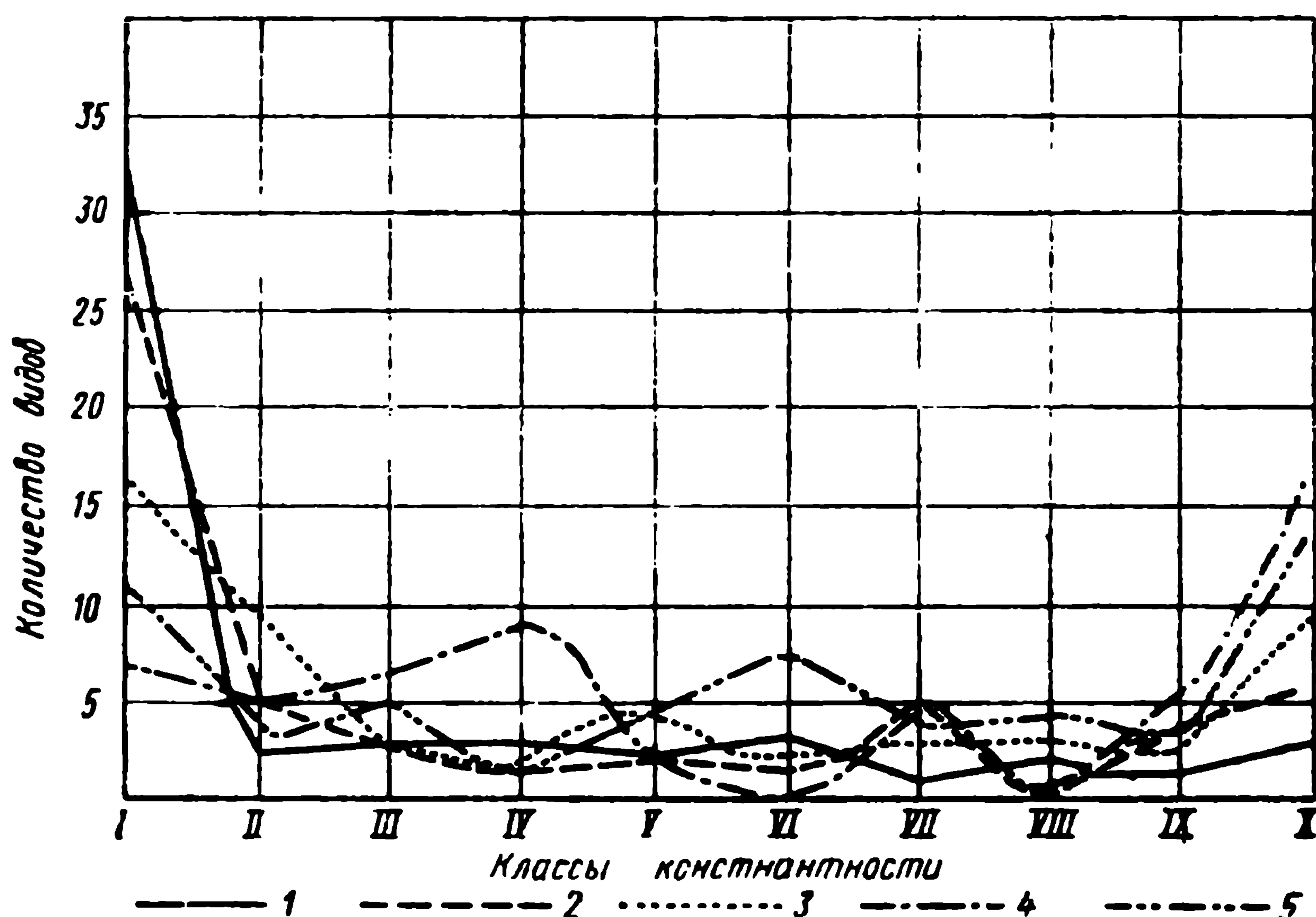


Рис. 120. Количественное распределение видов по классам константности на площадках разных размеров в ассоциации типчака и ковылей *Festuca sulcata-Stipae* (по Шалыту). Размеры площадок:
1 — по 0,25 $м^2$, 2 — по 1 $м^2$, 3 — по 4 $м^2$, 4 — по 16 $м^2$, 5 — по 64 $м^2$

Проверка основных положений скандинавской фитоценологической школы, предпринятая советскими исследователями (И. Г. Раменский, М. С. Шалыт, А. А. Уранов, Г. И. Дохман и др.), показала, что представление Дюрье и других ученых о значении констант в жизни ассоциаций не подтверждается, во всяком случае для степей, и оказывается сомнительным для других типов растительности. При достаточном количестве пробных площадок число констант всегда меньше, чем количество неконстантных (встречающихся менее, чем на 90% площадок) видов, т. е. константы не составляют значительной части общего числа видов ассоциации. Далеко не все константы составляют в сумме главную часть растительной массы. Обычно основная доля массы растений принадлежит 3—4 основным видам, правда, относящимся к константам. Остальные же виды, как константные, так и неконстантные, дают в сумме незначительную массу.

Принадлежность того или иного вида к числу констант определяется степенью диффузности его распределения. Если вид распределен диффузно, то он может быть отнесен к числу констант даже при малом обилии. Так, например, если площадь минимум-ареала составляет 1 $м^2$, то к числу констант будут отнесены виды, встречающиеся здесь в количестве 100 экземпляров, и виды, встречающиеся в количестве 1 экземпляра, если эти виды распространены равномерно.

Определение размеров минимум-ареала ассоциации довольно затруднительно. При очень малых площадках важнейшие виды ассоциации не попадают в число констант. При увеличении же размеров площадок в список констант включаются виды, не играющие сколько-нибудь заметной роли в фитоценозе, что приводит, как указывает М. С. Шалыт (1935), «к просто абсурдному составу констант ассоциации».

Рис. 120 показывает, что, во-первых, в ассоциации могут преобладать виды с малой константностью (класс I — 1—10%) и большой (классы IX — 81—90% и X — 91—100%), т. е. очевидны два максимума количества видов; во-вторых, число видов констант сильно меняется с величиной площадок.

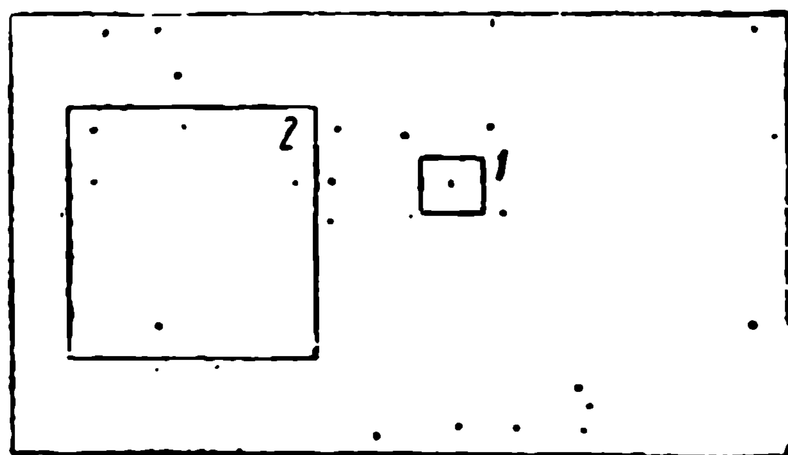


Рис. 121. Сравнение площадей выявления (по Раменскому)

Таким образом, в фитоценозах, хотя и существуют константные виды, однако они не играют той роли в жизни растительного покрова, которую им приписывали представители скандинавской фитоценологической школы. Что касается минимум-ареала, то для характеристики ассоциации в целом он в силу указанной неопределенности не может быть применен. Его роль чисто служебная и его употребляют только для выявления констант ассоциации.

Площадью выявления фитоценоза называют наименьшую площадь, на которой выступают все его основные признаки: видовой состав, обилие отдельных видов, степень проективного покрытия отдельных видов и ярусов в целом, основные структурные особенности сообщества и т. д. Как показано на рис. 121, площадь выявления *2* не имеет ничего общего с площадью выявления констант, минимум-ареалом *1*, и много более ее по величине.

Если закладывается пробная площадь, имеющая относительно небольшую величину, меньшую, чем площадь выявления данного фитоценоза, то обилие и проективное покрытие отдельных видов, определенные на этой площади, не будут совпадать со средним обилием и средним проективным покрытием, характерными для различных видов в данном фитоценозе, так как виды зачастую распределены по площади фитоценоза неравномерно, не вполне диффузно. По мере приближения размеров пробной площади

к размерам площади выявления все основные признаки колеблются все меньше и меньше, а по достижении пробной площадью величины выявления значения основных признаков фитоценоза при дальнейшем увеличении пробной площади уже не изменяются.

Как же практически определить площадь выявления?

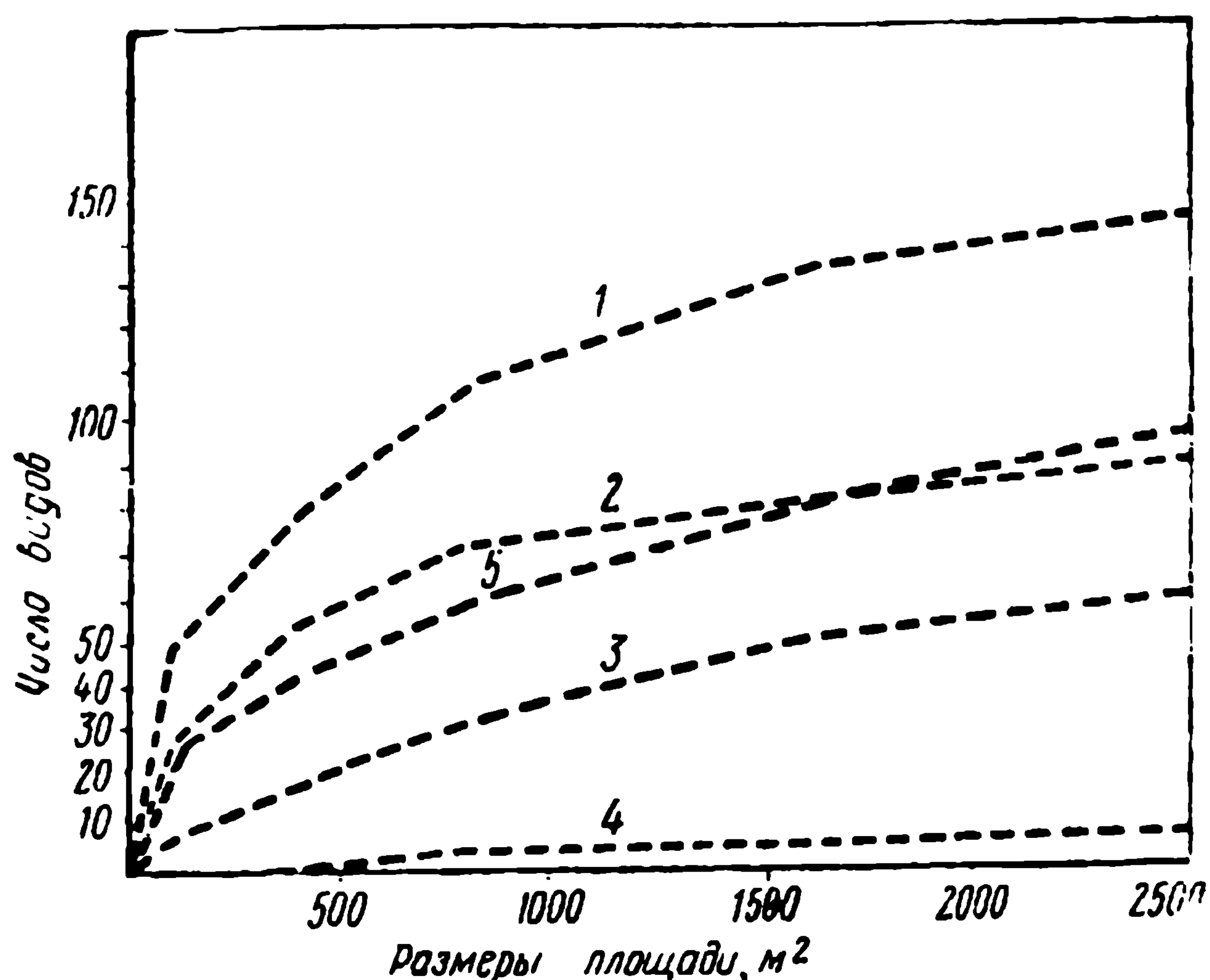


Рис. 122. Изменение числа видов с увеличением размеров пробной площади в первичном тропическом лесу (по Дреесу):

1 — общее число видов, *2* — ярус деревьев 2—10 *м*, *3* — ярус деревьев более 10 *м*, *4* — ярус доминирующих деревьев, *5* — ярус кустарников

Сначала в исследуемом фитоценозе закладывают относительно небольшую пробную площадь, затем постепенно увеличивают размеры этой пробной площади, причем так, что ранее описанная площадь входит в состав более крупной последующей площади. Увеличение размеров площади продолжают до тех пор, пока не прекратится колебание величин всех признаков данного фитоценоза. При этом в качестве показателя, наиболее легко определяемого, можно взять число видов в фитоценозе (см. выше определение площади выявления видового состава).

В состав фитоценоза наряду с видами обильными входят виды редкие, единичные. Для того чтобы виды, наиболее редкие в фитоценозе, попали на пробную площадь, величина ее должна быть значительной. Когда доходят до таких размеров пробной площади, что в нее попадают все редкие и большая часть единичных видов, встречающихся в фитоценозе, на этой площади для большинства видов уже устанавливается постоянное обилие и покрытие, во всяком случае для всех видов с обилием не ниже sp и для большей части видов с обилием sol.

Таким образом, площадь выявления видового состава обычно (если не всегда) есть и площадь выявления всех признаков фито-

ценоза. Постепенное возрастание числа видов по мере увеличения размеров пробной площади показано на рис. 122. Для первичного тропического леса с преобладанием *Schorea ovalis*, двумя видами *Ficus*, с *Dipterocarpus gracilis*, *Hopea mengarawan*, *Palaquium rostratum*, *Schorea leprosula*, *Engelhardtia* sp., для которого приведены эти кривые, на пробных площадях с размерами меньше, чем площадь выявления, еще не все признаки фитоценоза полностью выражены.

П. Д. Ярошенко (1961) полагает, что площадь выявления фитоценоза должна включать все типы микроценозов, свойственные данному фитоценозу. Вероятно, при полном выявлении видового состава выявляются и структурные особенности ценоза, в том числе и набор микроценозов. Пробные площади, принятые при исследовании различных фитоценозов, должны иметь размеры не меньшие, чем размеры площади выявления, в противном случае они неполно и неправильно отразят особенности данного типа фитоценозов.

Приняты следующие размеры пробных площадей, удовлетворяющие приведенному требованию: при исследовании ассоциаций травяной растительности — 100 *м*², для кустарниковых и древесных ассоциаций умеренного пояса — 400 *м*², для сухих субтропических лесов (по нашим данным) — 500 *м*², для тропических лесов (Drees, 1954) — 2500 *м*².

П. Д. Ярошенко (1961) указывает, что в альпийской пустошной ассоциации манжетки кавказской и осоки печальной (*Alchimilla caucasica* + *Carex tristis*) площадь выявления оказалась между 1 и 2 *м*². Для лесных же ассоциаций (автор не указывает, к ассоциациям какого географического пояса относятся эти данные) площадь выявления значительно крупнее, обычно 1000 *м*², а иногда и более.

Если сама площадь фитоценоза меньше площади выявления, то такой участок называют фрагментом ассоциации. В этом случае описывают весь участок с указанием его размеров. Фрагменты ассоциации нередко слагают различные комплексы, о которых будет сказано далее.

Мы ознакомились с наиболее сложными признаками, которые кладутся в основу различения ассоциаций. Другие вышеперечисленные признаки в подробной характеристике не нуждаются.

Советская фитоценологическая школа обычно выделяет следующие основные единицы таксономической системы: ассоциация, группа ассоциаций, формация, группа формаций, класс формаций, тип растительности. Иногда выделяются классы ассоциаций (между группой ассоциаций и формацией).

Как уже было указано, ассоциация является типом фитоценоза[1]. Это первая единица в иерархии фитоценологических единиц. К одной ассоциации относят фитоценозы с однородным видовым

[1] Напомним, что синонимом термина «фитоценоз» служит термин «участок ассоциации», употребляемый рядом фитоценологов, относящихся к московской школе

составом, одинаковой структурой, приуроченные к сходным условиям местообитания. Таким образом, как неоднократно указывал В. В. Алехин, ассоциации отличаются друг от друга по своему облику, флористическому составу и условиям местообитания.

Так, к одной ассоциации относятся все фитоценозы елового леса, образованные елью европейской (*Picea excelsa*) без кустарникового подлеска с травяным покровом, в котором господствует кислица (*Oxalis acetosella*), с моховым покровом из гипновых мхов, относящихся к видам *Pleurozium schreberi*, *Hylocomium splendens, Rhytidiadelphus triquetrus*.

Это ассоциация ельника-зеленомошника-кисличника.

Нельзя считать, как иногда делают, необходимым условием отнесения фитоценозов к одной ассоциации полное тождество всех ярусов. Если поступать так, то можно выделить сотни искусственных, слабо отличающихся друг от друга единиц растительного покрова. Ассоциации выделяют по однородности, но не по тождественности видового состава. Единичные, а иногда и рассеянные виды могут быть неодинаковыми в разных фитоценозах, относящихся к одной и той же ассоциации, но доминирующие и содоминирующие, обычно обильные виды, должны быть тождественны.

В советской фитоценологии наиболее обычен эколого-физиономический принцип классификации. В отличие от исследователей англо-американской школы (Клементс и др.) при составлении классификационных схем не принимаются во внимание динамические отношения между единицами растительности. Характерен мелкий объем основной единицы классификации — растительной ассоциации.

Ассоциации объединяются в группы ассоциаций. К одной группе ассоциаций относят все ассоциации, различающиеся по составу одного из ярусов при тождестве основных особенностей остальных ярусов, в том числе главного, образованного эдификатором. Так, к одной группе ассоциаций относят все ассоциации, где древостой образован елью европейской, кустарниковый ярус отсутствует, моховой ярус составлен зелеными мхами, в котором господствуют везде одни и те же виды, а травяно-кустарничковый ярус в разных сообществах неодинаков, а иногда — отсутствует. В нем господствуют: в одних сообществах брусника (*Vaccinium vitis idaea*), в других — черника (*V. myrtillus*), в третьих — кислица (*Oxalis acetosella*), в четвертых — его нет и т. д. Иными словами, к группе ассоциаций ельников-зеленомошников относятся ассоциации: ельник-зеленомошник-брусничник, ельник-зеленомошник-черничник, ельник-зеленомошник-кисличник, ельник-зеленомошник чистый.

Примерами групп ассоциаций в других типах растительности могут служить следующие. Для лугов (по Ярошенко, 1961) — горные вейниковые луга с кустарниками; горные вейниковые луга с осокой мечевидной; горные вейниковые луга с крупным разнотравьем; влажные разнотравные луга с купальницей (*Trollius chinensis*), осоками (*Carex* sp. sp.) и вейником Лангсдорфа (*Calamagrostis langsdorffii*); разнотравно-бобовые луга с виками и чиной;

суховатые злаково-разнотравные луга с арундинеллой (*Arundinella anomala*) и полевицей Триниуса (*Agrostis trinii*); суховатые злаково-разнотравные луга с полевицей Триниуса. Для степей (по Дохман, 1954) — ассоциации ковыля-волосатика (*Stipa capillata*) с овсяницей бороздчатой (*Festuca sulcata*) и полынью серой, ковыля-волосатика с овсяницей бороздчатой, ковыля-волосатика с вейником наземным (*Calamagrostis epigeios*), ковыля-волосатика с овсяницей бороздчатой и караганой кустарниковой (*Caragana frutex*) входят в состав группы ассоциаций ковыля-волосатика и овсяницы бороздчатой; ассоциация спиреи зверобоелистной (*Spiraea hypericifolia*), ковыля-волосатика и полыни полевой (*Artemisia campestris*) и ассоциация спиреи зверобоелистной и ковыля-волосатика входят в состав группы ассоциаций спиреи зверобоелистной и ковыля-волосатика; ассоциация ковыля-волосатика, ковыля Лессинга (*Stipa lessingiana*) и полыни полевой и ассоциация ковыля-волосатика и полыни полевой входят в состав группы ассоциаций ковыля-волосатика и полыни полевой. Таким образом, в сообществах, образованных травами, нередко полидоминантных и сильно варьирующих по составу, установление групп ассоциаций в общем идет по тому же принципу, что и в лесах: по тождеству доминантов в большей части ярусов. Одна группа ассоциаций отличается здесь от другой по доминантам одного из ярусов или по содоминирующим видам главного яруса.

Некоторые авторы, например Г. И. Дохман, выделяют промежуточную категорию — класс ассоциаций. В формации ковыля-волосатика она выделяет три класса ассоциаций: крупнотырсово (крупной тырсой она называет ковыль-волосатик)-петрофитно-разнотравный, крупнотырсово-луговостепно-разнотравный и крупнотырсово-пссаммофитно-злаково-разнотравный. В других сообществах классы ассоциаций выделяются по другому принципу. Так, А. И. Лесков (1943) среди лесов с господством пихты Нордманна выделял классы ассоциаций пихты Нордманна с травами и пихты Нордманна с вечнозелеными кустарниками. В отличие от групп ассоциаций, сообщества которых различаются лишь по одному или немногим второстепенным ярусам, в сообществах, относящихся к одному классу ассоциаций, могут быть неодинаковы все ярусы, кроме главного, но по крайней мере один из них образован фитоценотически близкими видами (в приведенных примерах — травы, вечнозеленые кустарники). Эта категория — класс ассоциаций — принимается в настоящее время далеко не всеми учеными.

Группы ассоциаций (или классы ассоциаций), как было указано, объединяются в формации. К одной формации относят все группы ассоциаций, характеризующиеся общим эдификатором (или общими эдификаторами). Так, различают формации ели европейской, ели сибирской, сосны обыкновенной, ковыля Лессинга и т. д. Все группы ассоциаций степной растительности с преобладанием ковыля-волосатика Г. И. Дохман объединяет в формацию ковыля-волосатика.

Иногда формации понимают несколько уже, относя к одной

формации не все сообщества с одним эдификатором (или определенными эдификаторами), а лишь такие, которые занимают определенное положение в рельефе. Так, в приведенных П. Д. Ярошенко примерах для лугов Приморского края первые три группы ассоциаций горных лугов относятся к формации горных лугов из вейника Лангсдорфа, а остальные четыре группы образуют полидоминантную формацию злаково-разнотравных лугов речных долин.

Таким образом, до формации включительно основными признаками для выделения фитоценологических единиц различного ранга являются особенности структуры фитоценозов, точнее, сходство или различие их отдельных ярусов. Формация — основная таксономическая единица «среднего» ранга. Она понимается гораздо более узко, чем формация англо-американской школы.

Более высокие по рангу фитоценологические единицы выделяют уже по другому принципу: на основе экологической и физиономической близости эдификаторов, т. е. по их принадлежности к определенной жизненной форме или к близким жизненным формам.

Поскольку само понятие жизненных форм неопределенно, неодинаковы и критерии выделения групп формаций и классов формаций (некоторые авторы выделяют между этими категориями порядки формаций).

К одной группе формаций относят такие формации, в которых эдификаторы принадлежат к одной и той же жизненной форме. Так, например, различают группы формаций темнохвойных лесов, светлохвойных листопадных лесов, светлохвойных вечнозеленых лесов, мелколиственных лесов, широколиственных лесов и т. д. А. П. Шенников (1941) среди настоящих, или эумезофитных, лугов выделяет такие группы формаций: крупнозлаковые луга, мелкозлаковые луга, низкозлаковые луга, мелкоразнотравники, низкотравники, крупнозлаково-разнотравные настоящие луга, мелкозлаково-разнотравные настоящие луга, злаково-разнотравные низкотравники. Как пример состава этих групп формаций приведем перечень формаций, образующих мелкозлаковые луга. Это красноовсяничники, белополевичники, обыкновенные полевичники, душистоколосковые луга, лугомятличники, болотномятличники, трясунковые луга, гребенниковые луга, бескильницевые луга.

Группы формаций объединяют в классы формаций. К одному классу формаций относят все группы формаций, у которых эдификаторы относятся к близким жизненным формам. Так, различают классы формаций хвойных лесов, лиственных лесов с опадающей на сухое время листвой, лиственных лесов с опадающей на холодное время листвой и т. д. А. П. Шенников (1938) подразделяет луга на следующие классы формаций: настоящие, или эумезофитные луга; остепненные, или эуксеромезофитные, луга; пустошные луга; гидромезофитные, или болотистые, луга, а П. Д. Ярошенко на лугах Приморского края выделяет: простые луга с преобладанием злаковидных, простые луга с преобладанием двудольных,

сложные рыхлозадерненные луга, сложные смешаннозадерненные луга. Как видно, и в выделении этой категории, как и предыдущей, нет единообразия.

Тип растительности А. П. Шенников (1964) определяет следующим образом: «К одному типу растительности относят все формации, ассоциации которых в господствующем ярусе сложены одной и той же биоморфой». Он различает типы растительности с господством деревьев, кустарников, трав, мхов и т. д.

Однако выделение типов только по физиономическому (морфологическому) признаку приводит к тому, что в один тип (например, травянистой растительности, кустарниковой растительности) попадают сообщества экологически резко различные. Так, среди кустарников оказываются и субтропические жестколистные, и кустарники тундр, и высокогорий, и степные кустарники (сообщества степной вишни, спиреи, степного миндаля) и многие другие.

Поэтому более правильна точка зрения Е. М. Лавренко, выделявшего типы растительности не по морфологическому, а по эколого-морфологическому признаку. Если А. П. Шенников выделял тип травянистой растительности, то Е. М. Лавренко под типом растительности понимал такие сообщества, как степь, луг и т. д.

Е. М. Лавренко (1959) полагал, что определенный морфолого-экологический тип растительности имеет известное генетическое единство, «которое обычно выражается: 1) в едином или близком родовом (с большим количеством географически замещающих видов) составе доминант большинства синузий (а в том числе и эдификаторов); 2) в известном единстве условий среды, в которых развивался данный тип растительности в течение более или менее длительного геологического времени; 3) в единых хронологических рамках развития того или иного типа растительности, что позволяет говорить о возрасте типов растительности, имея в виду время начала его формирования... Данная выше трактовка понятия о типе растительности может быть названа физиономически-экологической».

Число типов растительности, устанавливаемых различными авторами, колеблется от 4 (Warming, 1895) до 16 (Ильинский, 1937) и 22 (Сочава, 1964). Тип растительности в понимании большинства советских фитоценологов близок к формации в понимании ученых англо-американской школы.

В качестве единицы меньшей, чем ассоциация, можно использовать субассоциацию. Субассоциацией называют вариант ассоциации, объединяющий те фитоценозы, относящиеся к данной ассоциации, которые отличаются от других фитоценозов, относящихся к этой ассоциации, обилием некоторых видов или даже присутствием или отсутствием определенных видов (из числа единичных).

Формации также могут быть поделены на субформации — экологический вариант формации. Так, формация сосны обыкновенной включает субформации сосны обыкновенной на песках, сосны обыкновенной на мелах, сосны обыкновенной на глинистых почвах.

Нетрудно видеть, что субформации близки к классам ассоциаций в понимании Г. И. Дохмана.

Ассоциации, формации и другие таксономические единицы не имеют сплошных ареалов и обычно занимают разобщенные территории. Лишь иногда фитоценозы, относящиеся к разным ассоциациям, входящим в одну группу ассоциаций, образуют сплошной массив, но этот массив отграничен от других участков территории, занятых той же группой ассоциаций.

Нередко эдификаторами ассоциаций, групп ассоциаций и формаций бывают экологически близкие виды. Например, ассоциации, группы ассоциаций и формации елового леса Евразии могут быть образованы европейской елью (*Picea excelsa*) и сибирской елью (*P. obovata*). При этом в том и другом случае наблюдаются зеленомошники, долгомошники, а в пределах зеленомошников — брусничники, черничники, кисличники и т. д. Эти ассоциации, группы ассоциаций и формации приурочены к различным географическим районам: ель европейская занимает большую часть тайги Европы, а ель сибирская распространена в северо-восточной Европе и Сибири.

Формации, образованные близкими видами ковыля, занимают не только разные территории, но и приурочены к неоднородным экологическим условиям в пределах одной и той же территории.

Такие заменяющие друг друга фитоценологические категории, сходные по строению и имеющие очень близкие в экологическом и систематическом отношении эдификаторы, называют викарирующими. При этом различают ассоциации, группы ассоциаций, формации, географически викарирующие — заменяющие друг друга в различных географических районах, и экологически викарирующие — заменяющие друг друга в различных экологических условиях. Примером первых служат формации, группы ассоциаций и ассоциации, образованные европейской и сибирской елью, примером вторых — формации ковыля красноватого (*Stipa rubens*) на глинистых почвах и ковыля Иоанна (*S. ioannis*) на супесях, распространенные в одном и том же районе.

Следует отметить, что среди советских фитоценологов, не говоря уже о фитоценологах других стран, нет единства в отношении классификационных категорий и даже в отношении принципов их выделения.

А. И. Лесков (1943) считал, что система фитоценозов должна быть генетической, а показателями близости ассоциаций являются доминирующие виды, особенно эдификаторы. По А. И. Лескову, к одной формации относятся те ассоциации, «эдификаторы господствующего яруса которых принадлежат к одному виду или циклу близких, географически неразобщенных видов»; к одной группе формаций — формации, «эдификаторы господствующего яруса которых принадлежат к экологически и фитоценологически близким видам, входящим в один филогенетический ряд»; к одному классу формаций — группы формаций, в которых эдификаторы господствующего яруса относятся «к фитоценологически и экологически

близким родам одного флористического центра» Наконец, тип растительности, по А. И. Лескову, «включает классы формаций, эдификаторы господствующего яруса которых принадлежат к одной и той же жизненной форме единого, в смысле флорогенетическом, происхождения». Типы должны объединяться в более высокую категорию «по принципу принадлежности их эдификаторов к одному флорогенетическому комплексу» (но не по физиономическим признакам). Так, он указывал, что голарктический луговой тип растительности ближе к голарктическому лесному, чем, например, к тропическому саванному, хотя в последнем также господствует жизненная форма трав. Это последнее объединение категорий растительности по их принадлежности к одному флорогенетическому комплексу нашло отражение в системе таксономических единиц В. Б. Сочавы в виде фратрий.

Система А. И. Лескова при всем своем интересе имеет слабые места: такого родства между категориями растительного покрова, как это имеет место у организмов, не существует; эти построения трудно применимы к полидоминантным ассоциациям и формациям. Поэтому его система не может иметь всеобщего характера и применима лишь к части категорий растительного покрова.

В. Б. Сочава (1944, 1946, 1964) построил многоступенчатую систему растительного покрова, в центре которой находится понятие фратрии формаций, которому автор дает следующее определение: «Классы формаций объединяются в филогенетические ряды, или комплексы, которым можно присвоить название фратрий растительных формаций. Фратрии включают в себя классы формаций, родственные филоценогенетически, но часто довольно резко отличающиеся физиономически. В одну фратрию, как правило, входят и лесные, и кустарные, и травяные классы формаций, филогенетически родственные».

В. Б. Сочава применяет обычные наименования таксономических категорий: ассоциация, группа ассоциаций, формация, группа формаций, класс формаций, тип растительности, помещая фратрию формаций между классом формаций и типом растительности и объединяя типы растительности в свиты типов растительности, а последние — в системы типов растительности. При этом в определения категорий, начиная с формаций и выше, В. Б. Сочава вносит иное понимание по сравнению с тем, которое дано А. П. Шенниковым и Е. М. Лавренко. Так, формация в случае монодоминантных ценозов характеризуется общим эдификатором, но при объединении двух монодоминантных ассоциаций с разными доминантами в одну формацию доминанты «должны быть близки в флорогенетическом и ценобиотическом отношениях и между ассоциациями с господством этих доминантов должны быть явно выражены переходные формы ценозов, свидетельствующие об их фитоценотической близости» (Сочава, 1944). Как указывает В. Д. Александрова (1969), эта концепция позволяет получать менее формальные и более естественные единицы, чем формации в понимании Е. М. Лавренко и А. П. Шенникова, однако «при этом

теряется объективность критерия объединения фитоценозов в формацию и вводятся условия, методически точно не оговоренные и допускающие возможность субъективного подхода».

Класс формаций, по В. Б. Сочаве, «объединяет формации, близкие в флорогенетическом и структурно-морфологическом отношении». Он связан с классами формаций, близкими к нему не по морфологии и составу флоры, а по филоценогенезу, и «имеет обычно строго очерченный ареал, находящийся в соответствии с определенной флористической и фитоценологической областями».

Типам растительности свойственны «определенные флористические черты, но в флористическом отношении они являются менее цельными, чем в ботанико-географическом. Каждый тип растительности характеризуется определенным набором биоморф, при этом выделяются характерные для типа растительности жизненные формы» (Сочава, 1957). Приведем примеры различных категорий фитоценологических единиц по В. Б. Сочаве (1961): ассоциация — разнотравно-красноковыльные (*Stipa rubens*)-ковылковые (*S. lessingiana*) степи с мезофильным элементом; группа ассоциаций — разнотравно-красноковыльные степи; субформация — североказахстанская; формация — ковылковые (*Stipa lessingiana*) степи; группа формаций — ковыльные степи; класс формаций — заволжско-казахстанские дерновинно-злаковые степи; фратрия формаций — заволжско-казахстанская; тип растительности — степной; свита типов растительности — аркто-травяно-лесная; система типов растительности — северная внетропическая.

В 1947 г. П. Н. Овчинников ввел понятие «флороценотип». Он писал: «флороценотипы — это совокупность растительных формаций, эдификаторы которых прошли общую адаптивную эволюцию под влиянием определенных длительно существовавших физико-географических условий».

Как указывает автор, его флороценотипы, с одной стороны, уже фратрий формаций В. Б. Сочавы, поскольку они (флороценотипы) включают только формации, в которых эдификаторы однотипны, с другой стороны, они несколько шире понятия фратрий, поскольку не ограничиваются формально очерченными границами определенной географической области. Выделение флороценотипов и фратрий целесообразно при составлении фитоценологических карт и показывает один из путей поисков естественных таксономических единиц растительного покрова высших рангов.

Л. Г Раменский считал, что выделять обобщенные единицы растительного покрова (они примерно соответствуют ассоциациям) по 1—2, даже 3 доминантам нельзя. Каждую обобщенную единицу следует характеризовать не менее чем по 6—8 видам растений. Господствующие растения не могут дать достаточного представления об особенностях местообитания фитоценоза. Лучшее представление об этих особенностях дают растения, находящиеся в этом фитоценозе ближе к экологическим границам своего существования. Л. Г Раменский (1938) предложил называть их детерминантами. Он указывает, что, например, на мелкоосоковом лугу

с господством осоки обыкновенной (*Carex goodenoughii*) наблюдается несколько избыточное и в то же время сравнительно обеспеченное водное питание и значительная выбитость животными. Однако другие особенности такого луга неясны из-за широкой экологической амплитуды осоки. О них могут поведать виды-спутники, или детерминанты, одни из которых служат показателями кислых почв, другие — щелочных, третьи — солоноватых. По набору детерминантов судят и о других особенностях луга. Нетрудно видеть, что детерминанты близки к характерным видам школы Браун-Бланке. В настоящее время делаются попытки строить систему классификации растительного покрова не только на доминантах, но и на детерминантах.

Т. Липпмаа, который в качестве основных единиц растительного покрова выделял так называемые одноярусные ассоциации, или синузии, основной типологической единицей считал унион. Понимая синузии как экологически однородные группы растений в фитоценозе, он представлял фитоценозы как сочетание одноярусных синузий и, следовательно, ассоциацию как сочетание унионов.

Система таксономических единиц, принятых школой Браун-Бланке, резко отличается от системы, принятой советскими геоботаниками, у которых ассоциация — низшая единица растительного покрова, а у Браун-Бланке — основная. Ассоциация в понимании советских геоботаников объединяет участки с определенным набором доминирующих видов и потому сходные по облику, у Браун-Бланке — участки, которые могут различаться по физиономии к набору доминант, но имеют одинаковое ядро характерных видов и экологическую общность. Так, к одной ассоциации могут быть отнесены дубрава и осинник, развившийся на месте дубравы, если характерные виды одинаковы. Более крупные единицы (перечисленные выше) также выделяются по флористическому признаку.

Скандинавская (шведская) школа наизшей единицей растительного покрова считает социацию, которая характеризуется тождеством эдификаторов и доминантов каждого из ярусов, образующих сообщества, относящиеся к ней[1]. В. В. Алехин (который в 1935 г. также предложил считать наименьшей единицей социацию) полагал, что может идти речь и о тождестве кондоминантов, а в некоторых случаях и субдоминантов. Само собой разумеется, что признаки социации — определенный флористический состав и одинаковое количество ярусов.

Таким образом, социация скандинавских авторов близка по объему к ассоциации в нашем понимании, но мельче ее. Социации объединяют в консоциации, а консоциации — в ассоциации. Консоциацией называют объединение социаций с одинаковыми первыми (главными) ярусами и сходными, но неодинаковыми остальными ярусами. Ассоциацией шведские фитоценологи называют объединение консоциаций с различными нижними ярусами, связанное только «социологическим родством» видов главного яруса. Следова-

[1] Социация была узаконена решением Ботанического конгресса в Амстердаме.

тельно, консоциация в понимании шведских ученых лежит между группой ассоциаций и формацией в понимании советской фитоценологической школы, а ассоциация в понимании шведской школы соответствует формации или группе формаций в понимании советской школы. Эти термины скандинавские исследователи применяют только для стабильной растительности (для климакс-растительности).

Англо-американская школа самой крупной единицей растительного покрова считает формацию, под которой понимается климакс-сообщество на обширной территории со сходными или идентичными существенными особенностями климата. Это зональная растительность зоны или даже нескольких смежных зон. Формации подразделяются на ассоциации, ассоциация соответствует зональной растительности подзоны. Ассоциации делятся или на консоциации, или на фациации.

Консоциациями представители англо-американской школы называют те участки ассоциаций, на которых господствует или хотя бы присутствует один из главных доминантов (эдификаторов, в нашем понимании). Таким образом, консоциация англо-американских авторов шире консоциации шведских авторов и соответствует примерно нашей формации.

Фациация в отличие от консоциации объединяет такие участки ассоциации, на которых господствует группа доминантов. Следовательно, если консоциация соответствует монодоминантной формации в понимании советских ученых, то фациация — полидоминантной формации.

Эти единицы применяют при классификации климакс-растительности; для растительности серий американские и английские ученые употребляют аналогичный ряд единиц с другими названиями: ассоция, соответствующая ассоциации; консоция, соответствующая консоциации; фация, соответствующая фациации.

ПРИМЕРЫ КЛАССИФИКАЦИОННЫХ СИСТЕМ

Для решения ряда задач фитоценологии представляет большой интерес система Браун-Бланке (Braun-Blanquet, 1928), построенная по принципу постепенного усложнения структуры фитоценоза. При этом автор не указывает ранга выделяемых им категорий, а просто располагает фитоценозы в соподчиненные группы в порядке усложнения их структуры.

А. Экстрарегиональные (внерегиональные) одноярусные сообщества из экологически простых, сходных, низших, неадаптированных организмов с крайне рыхлым объединением.

I. Плавающие сообщества непостоянного состава.

1. Состав сообществ подвержен быстрым, часто внезапным изменениям (аэропланктон).

2. Состав более постоянный, часто подвержен циклическим ритмическим изменениям (гидропланктон).

II. Сообщества с более или менее постоянными конституентами.

1. Популяции из нескольких видов на поверхности льда или снега, характеризующиеся большой подвижностью конституентов (криопланктон).

2. Бактерии, водоросли и грибы почвы, часто с активными взаимосвязями (фитоэдафон).

Б. Отчетливо регионально ограниченные ярусные сообщества, преимущественно из довольно высокоразвитых организмов с более прочными мутуалистическими отношениями.

I. Одноярусные сообщества без корневой конкуренции.

1. Свободноплавающие (плейстон): а) океанические; саргассовидные сообщества; б) лимнетические; лемноидные сообщества из ряски (*Lemna*), сальвинии (*Salvinia*), азоллы (*Azolla*) и др.

2. Прикрепленные:

а) зависимые сообщества на коре, не способные к быстрому развитию, например сообщества с господством лишайников *Usnea*, *Xanthoria*, *Graphidium*, *Schizogonium*;

б) сообщества на почве, способные к быстрому развитию.

(1). Из немногих видов, экологически простые, на почвах и скалах.

(а). Сообщества почвенных водорослей и корковых лишайников, существующие короткое время, часто пионерные стадии сукцессий, например сообщества *Zygogonium*, *Cystococcus*, *Stereonema*.

(б). Эндолитические и эпилитические сообщества скал, например сообщества *Gleocapsa*, *Aphanocapsa*, корковых лишайников.

(в). Подводные прикрепленные сообщества водорослей *Acetabularia*, *Schizotrichum*.

(2). Моховые и лишайниковые пустоши с более многочисленными видами и с лучшей экологической организацией.

II. Двух или более ярусные сообщества (включая и ярусы корней), по большей части укореняющиеся.

1. Открытые сообщества слабо связанных комменсалов, ведущих борьбу за место произрастания и за пищу: а) климатически обусловленные сообщества, не способные к быстрому развитию, например сообщества пустынь и опустыненных степей (полупустынь); б) эдафически обусловленные, по большей части пионерные сообщества: сообщества песчаных дюн, расщелин, скал, например сообщества песколюбки (*Ammophila*), лапчатки (*Potentilla*).

2. Закрытые сообщества. Конституенты ведут борьбу за место произрастания, за пространство и за пищу.

а) Стабильность низкая. Конституенты — преимущественно терофиты. Часто эфемерные сообщества культивируемых земель, выемок и т. п., обязанные существованием человеку, например сообщества видов сыти (*Cyperus*), горца (*Polygonum*), мари (*Chenopodium*).

б) Более стабильные сообщества с более тесными объединениями.

(1). Биоэкологически однородные, часто зарослевые сообщества воды и болот из немногих видов.

(а) Погруженные водные сообщества, например сообщества рдеста (*Potamogeton*), урути (*Myriophyllum*), прибрежницы (*Litorella*)

(б) Надводные сообщества стоячих вод, часто образуют обширные однообразные заросли; болотные сообщества. Примеры: сообщества с господством тростника (*Phragmites*), солероса (*Salicornia*)

(2) Биоэкологически многоформенные сообщества плотных грунтов, по большей части из многих видов.

(11) Малоярусные сообщества без доминирующих деревьев и кустарников.

(аа) Воздушная ярусность неясна, влияние ярусов друг на друга мало. Плоские (низинные) болота, луга, высокотравные (злаково-разнотравные) сообщества, например сообщества с преобладанием молинии (*Molinia*), костра (*Bromus*), сеслерии (*Sesleria*), осоки слабоизогнутой (*Carex curvula*) и др.

(бб) Постоянная двойная ярусность. Более или менее заметное влияние одного яруса на другой.

(ааа) Напочвенный ярус более или менее открыт, над ним доминирует верхний ярус, который редко отсутствует. Сообщества карликовых кустарников, например рододендрона (*Rhododendron*)

(ббб) Напочвенный ярус по большей части закрытый, очень редко отсутствует, доминирует над верхним ярусом, например верховые болота с господством сфагновых мхов.

(22) Многоярусные сообщества, нижние ярусы находятся под большим или меньшим влиянием верхних.

(аа) По большей части трехъярусные, часто эдафически или биотически обусловленные. Эпифиты отсутствуют или слабо развиты. Сообщества кустарников.

(бб) Чаще более, чем трехъярусные, медленно изменяющиеся сообщества. Эпифиты имеются. Пример — лесные сообщества.

Приведенная классификация фитоценозов наиболее последовательна с точки зрения расположения всех сообществ в ряд по степени усложнения их строения. Этот принцип классификации наиболее пригоден для построения системы объединений растительных сообществ в ее наиболее крупных единицах. Для более мелких единиц системы такой принцип непригоден, так как различия в структуре становятся несущественными или даже вовсе незаметными. Кроме того, в этой субординационной системе трудно подобрать наименования для категорий различного ранга: будут ли это типы, классы формаций, группы формаций и т. д.

Среди многочисленных классификаций растительного покрова широко распространена система Х. Брокманн-Ероша и Г. Рюбеля (Brockmann-Jerosch und Rübel, 1912), неоднократно перерабатывавшаяся Рюбелем (1930, 1933). Эта система (Rübel, 1933) включает следующие типы и классы формаций:

I. Тип древесно-кустарниковой растительности, Lignosa.

1. Дождевые леса, Pluviisilvae.
2. Дождевые кустарники, Pluviifruticeta.
3. Лавровые леса, Laurisilvae.
4. Лавровые кустарники, Laurifruticeta.
5. Склерофильные леса, Durisilvae.
6. Склерофильные кустарники, Durifruticeta.
7. Настоящие верещатники, Ericifruticeta.
8. Летние леса, Aestisilvae.
9. Летние кустарники, Aestifruticeta.
10. Зеленые во время дождей леса — «зимнезеленые леса», Hiemisilvae.
11. Зеленые во время дождей кустарники, Hiemifruticeta.
12. Хвойные леса, Aciculisilvae.
13. Хвойные кустарники, Aciculifruticeta.
II. Тип травяной растительности, Herbosa.
14. Луговые степи, Duriherbosa.
15. Вечнозеленые луга, Sempervirentiherbosa.
16. Высокотравные луга, Altherbosa.
17. Болотистые луга, Emersiherbosa.
18. Подводные луга, Submersiherbosa.
19. Сфагновые торфяники, Sphagniherbosa.
III. Тип пустынной растительности, Deserta.
20. Сухие пустыни, Siccideserta.
21. Холодные пустыни, Frigorideserta.
22. Прибрежные степи, Litorideserta.
23. Пустыни на подвижных субстратах, Mobilideserta.
24. Дерновинки на скалах (лужаечки), Rupideserta.
25. Дерновинки на камнях, Saxideserta.

IV. Тип «блуждающей» растительности (не прикрепленной к субстрату), Errantia.

26. Ценозы, плавающие в воде и на ее поверхности, Phytoplankton, Aquerrantia.

27. Ценозы из подвижных растений в почве, Phytoedaphon, Solerrantia.

28. Ценозы организмов, носящихся в воздухе, Phytoaeron, Aerrantia.

В 25-й класс формаций Рюбель включал не только дерновинки на камнях, но и дерновинки на деревьях. Мы исключили последние из классификации, так как растительный покров на деревьях может представлять собой синузии, части консорций, но не самостоятельные фитоценозы.

Классификация Рюбеля построена в основном по физиономическому признаку, хотя сам он считал, что в основу системы положен физиолого-экологический признак. Классы формаций Рюбеля объединяют фитоценозы со сходной структурой и физиономичностью. В то же время классы отличаются друг от друга по сложности структуры сообществ. Типы растительности нередко объединяют сообщества, развивающиеся в резко различных условиях.

Эта система использована в учебнике ботанической географии (Алехин, 1938; Алехин, Кудряшов и Говорухин, 1961) и в ряде других книг.

Проект классификации для карты растительности мира (Ellenberg and Mueller-Dombois, 1967) включает классы, подклассы, группы формаций, формации, субформации и более мелкие подразделения. Он приведен В. Д. Александровой (1969) и здесь дается до групп формаций включительно на примере двух классов формаций.

Проект построен также на физиономической основе и предназначен для карты масштабом 1 : 1000000. Римскими цифрами обозначены классы формаций, буквами — подклассы формаций, арабскими цифрами — группы формаций. Звездочкой помечены эпитеты, снабженные в подлиннике оговоркой «преимущественно», например «преимущественно вечнозеленые леса», и т. д.

I. Сомкнутые леса.

A. Вечнозеленые * леса (древесный полог никогда не бывает без листвы, хотя отдельные деревья могут терять листву).

1. Тропические дождевые леса.

2. Тропические и субтропические вечнозеленые сезонные леса (с заметным уменьшением количества листвы во время засухи).

3. Тропические и субтропические полулистопадные леса.

4. Субтропические дождевые леса.

5. Мангровые леса.

6. Умеренные или субполярные вечнозеленые дождевые леса.

7. Умеренные вечнозеленые сезонные широколиственные леса.

8. Зимнедождевые вечнозеленые широколиственные склерофильные леса.

9. Умеренные и субполярные вечнозеленые хвойные леса.

B. Листопадные * леса.

1. Леса, теряющие листву в сухое время года (тропические и субтропические).

2. Леса, теряющие листву в холодное время года, с примесью вечнозеленых деревьев (или кустарников).

3. Леса, теряющие листву в холодное время года.

C. Ксероморфные леса.

1. Ксероморфные леса с доминированием склерофилов.

2. Колючие леса.

3. Преимущественно суккулентные леса.

II. Редколесья (woodlands).

A. Вечнозеленые * редколесья.

1. Вечнозеленые широколиственные редколесья.

2. Вечнозеленые узколиственные редколесья.

B. Листопадные * редколесья.

1. Редколесья, теряющие листву в сухое время года.

2. Редколесья, теряющие листву в холодное время года, с примесью вечнозеленых деревьев.

3. Редколесья, теряющие листву в холодное время года.

C. Ксероморфные редколесья.

В этой системе последовательно проводится морфологический принцип: она построена на морфологических особенностях доминантов, а экологические свойства среды обитания, географические особенности распространения сообществ приводятся в редких случаях. Сами морфологические особенности понимаются нередко формально (широколистные, узколистные сообщества и т. д.).

А. П. Ильинский (1937) построил систему таксономических категорий растительного покрова, используя не только эколого-морфологические особенности доминантов, но и ритмику сообществ.

Он выделил типы растительности (понимаемые им более дробно, чем у многих других авторов) и классы формаций[1]:

Тип гилей — Hylaeion.

1-й класс. Euhylaeion — тропические дебри. Занимают незатопляемые площади во влажных тропиках. Преобладание видовых и индивидуальных ритмов над сезонными. Огромное видовое разнообразие и крайнее разнообразие и богатство жизненных форм. В древесном пологе доминируют вечнозеленые макро- и мезофилы. У большинства растений, входящих в состав гилей, отсутствуют почечные чешуи. Обилие лиан и эпифитов.

2-й класс. Hylaeion cataclyticum — затопляемые тропические дебри. Значительно обеднены по сравнению с предыдущими. Приурочены к поймам тропических рек.

3-й класс. Nephelohylaeion — высокогорные тропические дебри. Приурочены к поясу концентрации водяных паров. Флористически значительно беднее настоящих дебрей. Эпифиты — премущественно мхи и папоротники. Высота деревьев гораздо меньше. Годовые температуры достигают здесь максимальной устойчивости. Времена года в растительном покрове не выражены.

4-й класс. Hylaeion hypotropicum — субтропические дебри. Очень близки к предыдущему классу, но отличаются от него тем, что в растительном покрове имеется некоторая тенденция к сезонности.

5-й класс. Hemihylaeion hypotropicum — субтропические полудебри. В этом классе начинает проявляться сезонный ритм, хотя и не очень ярко. В I ярусе доминируют деревья, ежегодно сбрасывающие на короткий срок листву в сухое время года. В остальных ярусах сохраняется господство вечнозеленых и сезонность почти не выражена.

6-й класс. Hemihylaeion hypoantarcticum — субантарктические полудебри. Древесный полог образован вечнозелеными породами. Несмотря на сравнительно низкие температуры, сезонность выражена очень слабо.

Все типы дебрей и полудебрей с трудом осваиваются человеком и формы хозяйственного использования их коренным образом отличаются от форм использования лесов.

Тип лесов — Drymion.

9-й класс. Tropodrymion tropicum — тропические леса, сбрасывающие листву на сухое время года. В состав I яруса входит не-

---

[1] Здесь рассмотрены только 3 типа.

большое число видов, а нередко всего одна порода. Количество ярусов и жизненных форм значительно меньше, чем в гилее. Роль лиан и эпифитов ничтожна. Резко выражены сезонные аспекты.

10-й класс. Aeichlorodrymion — вечнозеленые тропические и субтропические леса. В областях их распространения преобладают зимние дожди. Зимы сравнительно теплые. Лето сухое, но редкие осадки в течение лета все-таки выпадают. Сезонные ритмы выражены.

11-й класс. Pitydrymion tropicum et hypotropicum — хвойные тропические и субтропические леса. I ярус образован хвойными. В подлеске нередко вечнозеленые, а в некоторых группах даже пальмы; нередко связан переходами с предыдущим классом.

12-й класс. Therodrymion — леса летнезеленые, сбрасывающие листву на холодное время года.

13-й класс. Theropeucedrymion — хвойно-широколиственные смешанные леса.

14-й класс. Oroconodrymion — хвойные горные леса субтропической и умеренно-теплой зоны.

15-й класс. Xeropitydrymion hyperboreus — сосновые и лиственничные боры степной и лесостепной зоны.

16-й класс. Peucedrymion — хвойные леса умеренно-холодной зоны. Лесообразующие породы — представители родов *Picea, Larix. Abies, Pinus, Pseudotsuga* и др.

Тип злаковников, или злачников, — Poion.

Травянистый тип растительности с преобладанием или значительным участием в травостое злаков.

24-й класс. Hygropoion — высокотравные гигроморфные злаковники, большей частью с одним периодом покоя в году.

25-й класс. Mesopoion — разнотравные мезофильные злаковники, большей частью с одним периодом покоя в году.

26-й класс. Xeropoion — ксероморфные, большей частью низкотравные злаковники с резко выраженными двумя периодами покоя.

Система типов и классов формаций растительности, построенная А. П. Ильинским, представляет большой интерес. В ней отражены многие экологические особенности сообществ, число типов велико, и в отдельные типы выделены полупустыни, сухие редколесья и гилеи, которые ранее объединялись с другими типами. Эта система весьма прогрессивна и может служить основой для дальнейших детальных разработок.

Практическое применение получила система типов растительности и фратрий формаций, разработанная В. Б. Сочава, которая применена автором при составлении карты растительности мира, помещенной в «Физико-географическом атласе мира».

В этой системе фратрии формаций представляют единицу регионального расчленения, они обладают строго определенной географической приуроченностью, в то время как типы растительности — единицы типологические.

Трудность применения этой системы заключается в том, что необходимо иметь твердое обоснование для включения тех или иных

формаций в выделенные по региональному принципу фратрии. Однако поскольку формации нередко развиты за пределами основной области распространения той или иной фратрии, этот вопрос не всегда может быть решен. Поэтому принадлежность формации к той или иной фратрии часто приходится предполагать или декларировать без твердой уверенности в справедливости этого убеждения. Однако совершенно неоспоримо преимущество этой системы для картографирования растительности различных регионов и для создания единой легенды растительности земного шара.

Приведем фрагменты этой системы (Сочава, 1964). Буквами обозначаются системы типов растительности, римскими цифрами — типы растительности, арабскими — фратрии растительных формаций, а в отдельных случаях — формации независимо от принадлежности их к фратрии.

А. Северная внетропическая растительность.

I. Тундровая растительность.

Формации: 1) высокоарктические, 2) приполярные тундровые.

II. Бореальная (таежная) растительность.

Фратрии формаций: 3) североприатлантическая (частью тундроподобная), 4) берингийская (частью тундроподобная), 5) североевропейская, 6) урало-сибирская, 7) ангаридская, 8) северокордильерская, 9) канадская.

III. Неморальная растительность.

Фратрии формаций: 10) западноприатлантическая, 11) центрально-европейская, 12) восточноевропейская, 13) северoccasionalприсредиземноморская, 14) евксинская и загросская, 15) среднеазиатская, 16) маньчжурская и северокитайская (субконтинентальные), 17) дальневосточная приокеанская, 18) южнокордильерская, 19) южноканадская, 20) аппалачская.

IV. Кустарниково-древесная субтропическая растительность.

Фратрии формаций: 21) средиземноморская и атлантико-средиземноморская, 22) малоазиатская и западногималайская, 23) восточно-азиатская, 24) китайская южносубтропическая, 25) калифорнийская, 26) центральноамериканская, 27) южноприатлантическо-флоридская.

V. Ксерофитно-редколесная и нагорно-ксерофитная субтропическая растительность.

Фратрии формаций: 28) ирано-афганская, 29) техасо-мексиканская.

VI. Степная растительность.

Фратрии формаций: 30) причерноморская, 31) заволжско-казахстанская, 32) закавказско-переднеазиатская, 33) монголо-китайская, 34) южнотибетская, 35) восточноамериканская (Великих равнин), 36) западноамериканская (Плато Прерий).

VII. Внетропические пустыни северного полушария.

Фратрии формаций: 37) сахаро-саудовская (субтропическая), 38) турано-прикаспийская, 39) переднеазиатская, 40) центрально-азиатская, 41) аризоно-мексиканская (субтропическая), 42) колорадская.

VIII. Высокогорные холодные пустыни.

Фратрии формаций: 43) тибетская.

IX. Высокогорная растительность тундрового и бореального типов.

Формации: 44) горнотундровые и подгольцовые (в таежных провинциях), 45) альпийские (луговые) и субальпийские (лугово-кустарниково-древесные), 46) квазибореальные формации (в горах неморальных провинций и в субтропиках).

КООРДИНАЦИОННЫЕ СИСТЕМЫ

Рассмотренные системы классификации растительного покрова являются субординационными, так как представляют ряды классификационных единиц различного ранга, последовательно подчиняющихся одна другой. Наряду с ними существуют системы координа-

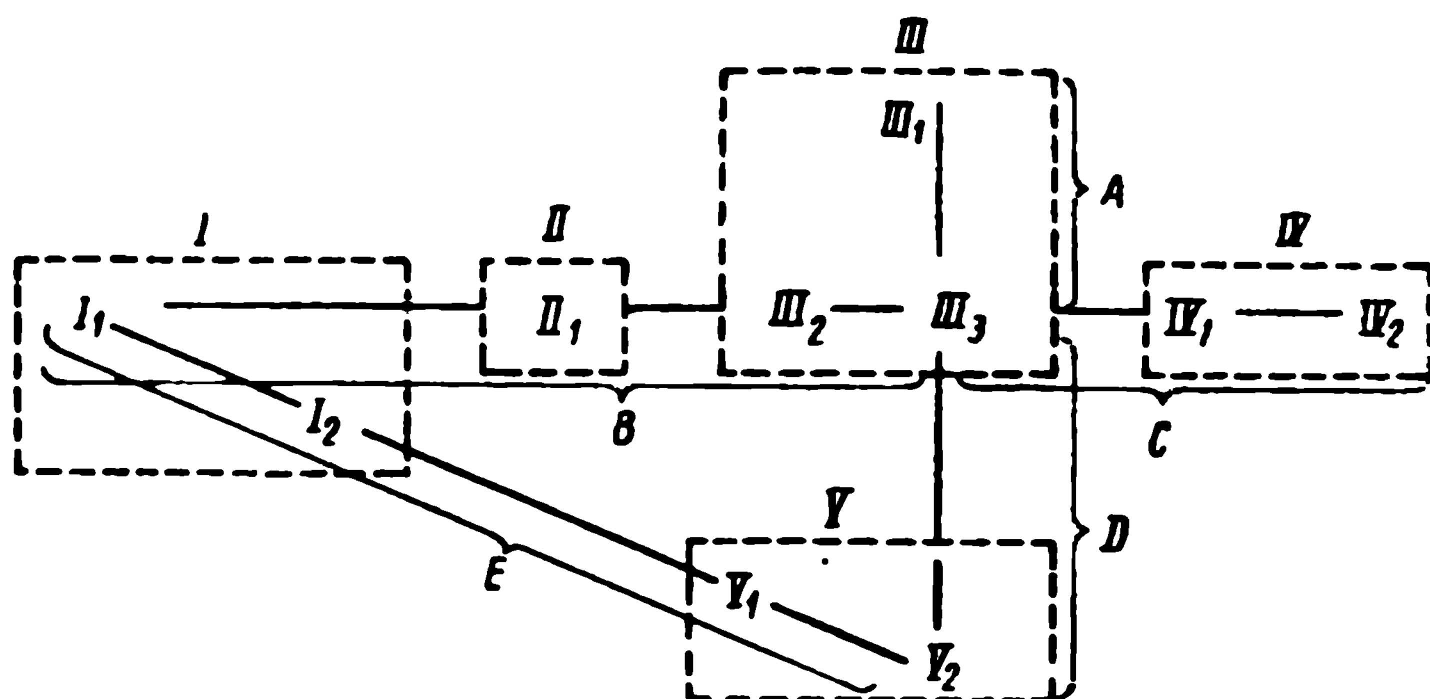


Рис. 123. Схема эдафо-фитоценотических рядов типов еловых лесов (по Сукачеву).

I — Piceeta sphagnosa: I_1 — ельник сфагновый (Piceetum sphagnosum), I_2 — ельник осоково-сфагновый (Piceetum caricoso-sphagnosum); *II* — Piceeta polytrichosa: II_1 — ельник-долгомошник (Piceetum polytrichosum); *III* — Piceeta hylocomiosa: III_1 — ельник-брусничник (Piceetum vacciniosum), III_2 — ельник-черничник (Piceetum myrtillosum), III_3 — ельник-кисличник (Piceetum oxalidosum); *IV* — Piceeta composita: IV_1 — ельник липовый (Piceetum tiliosum), IV_2 — ельник дубовый (Piceetum quercetosum); *V* — Piceeta herbosa: V_1 — ельник сфагново-травяной (Piceetum sphagnoso-herbosum), V_2 — ельник приручьевой (Piceetum fontinale)

ционные, в которых сопоставляются категории примерно одного и того же ранга по отношению к факторам среды. Соотношение между единицами растительного покрова примерно одного и того же ранга дают эдафо-фитоценотические ряды, разработанные В. Н. Сукачевым.

Фитоценотический ряд показывает, как ассоциации или группы ассоциаций (иногда — более крупные категории фитоценологии) последовательно располагаются в зависимости от изменения како-

го-либо фактора. В природе ассоциации или группы ассоциаций, образующие эдафо-фитоценотический ряд, могут встречаться на разобщенных участках территории.

В качестве примера приведем эдафо-фитоценотический ряд еловых лесов (рис. 123). Ряды, изображенные пересекающимися линиями, показывают изменения условий существования растительности. Так, ряд *A* характеризуется увеличением сухости и уменьшением богатства почвы, ряд *B* — увеличением увлажнения и ухудшением почвенной аэрации, ряд *C* — увеличением почвенного богатства и аэрации, *D* — увеличением увлажнения проточной водой, *E* — переходный ряд от застойного увлажнения к проточному. В каждой группе ассоциаций выделяют «как бы стержневой тип, в котором признаки группы представлены наиболее типично». Таким стержневым типом в группе ельников-зеленомошников — Piceeta hylocomiosa — является ельник-кисличник Piceetum oxalidosum.

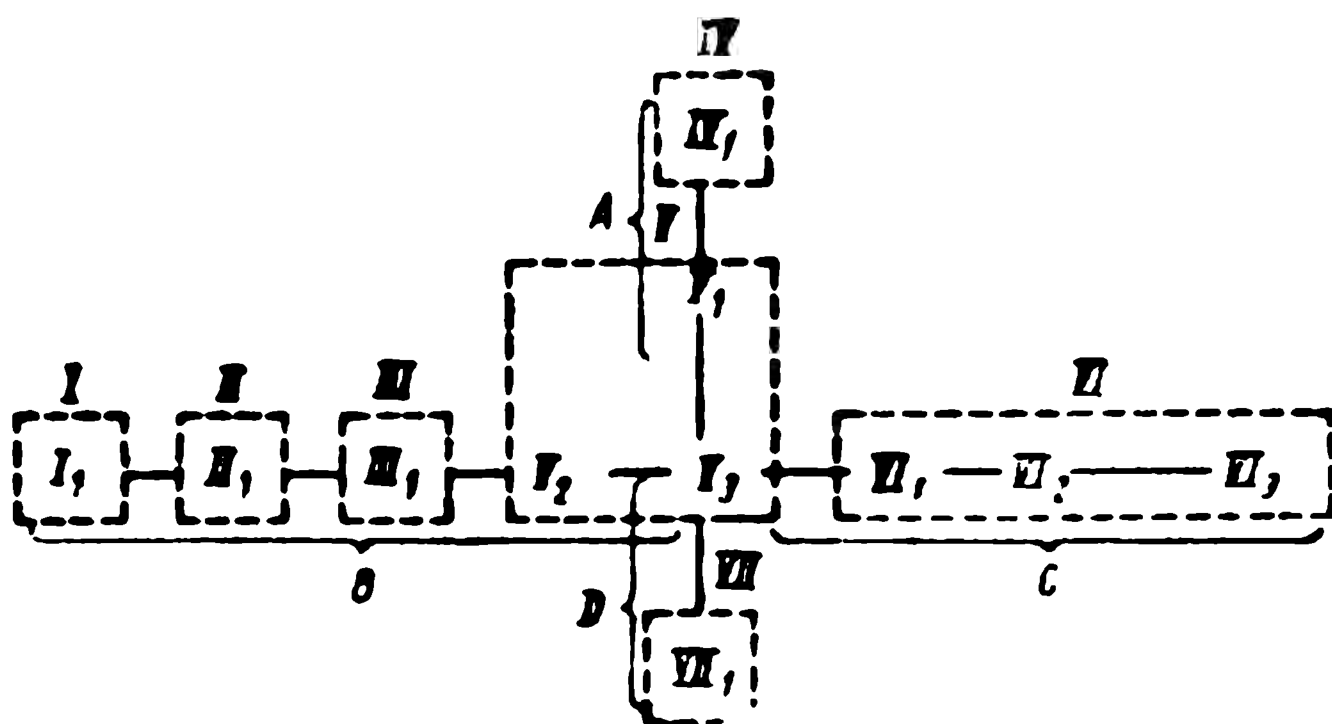


Рис. 124. Схема эдафо-фитоценотических рядов типов сосновых лесов (по Сукачеву). Ассоциации и группы ассоциаций.

I_1 — Sphagneta: I_1 — сфагновое болото с сосной (Sphagnetum pinosum); II — Pineta sphagnosa: II_1 — сосняк сфагновый (Pinetum sphagnosum); III — Pineta polytrichosa: III_1 — сосняк-долгомошник (Pinetum polytrichosum); IV — Pineta cladinosa: IV_1 — бор лишайниковый (Pinetum cladinosum); V — Pineta hylocomiosa: V_1 — бор-брусничник (Pinetum vacciniosum), V_2 — бор-черничник (Pinetum myrtillosum), V_3 — бор-кисличник (Pinetum oxalidosum); VI — Pineta composita: VI_1 — бор липовый (Pinetum tiliosum), VI_2 — бор лещинный (Pinetum corylosum), VI_3 — бор дубовый (Pinetum quercetosum), VII — Pineta herbosa: VII_1 — бор травяной (Pinetum uliginoso-herbosum)

Таким образом, леса, относящиеся к формации ельников, весьма разнообразны. Они могут расти и вдоль ручьев в условиях проточного увлажнения, бывают сильно заболоченными или развиваются на богатых питательными веществами почвах, по типу сложных ельников и т. д. В то же время эти ряды представляют и сукцессионные серии смен при изменении условий существования в соответствующем направлении.

Эдафо-фитоценотические ряды для сосновых лесов показаны на рис. 124 (ряды *A*, *B*, *C*, *D*).

Видно большое сходство групп ассоциаций, входящих в формацию сосны, с ассоциациями, входящими в формацию ели, в строении их травяного и мохового покрова. Эти ассоциации образуют как бы параллельные ряды. На схеме рядов сосняков отсутствует лишь ряд *E*, имеющийся на схеме рядов ельников.

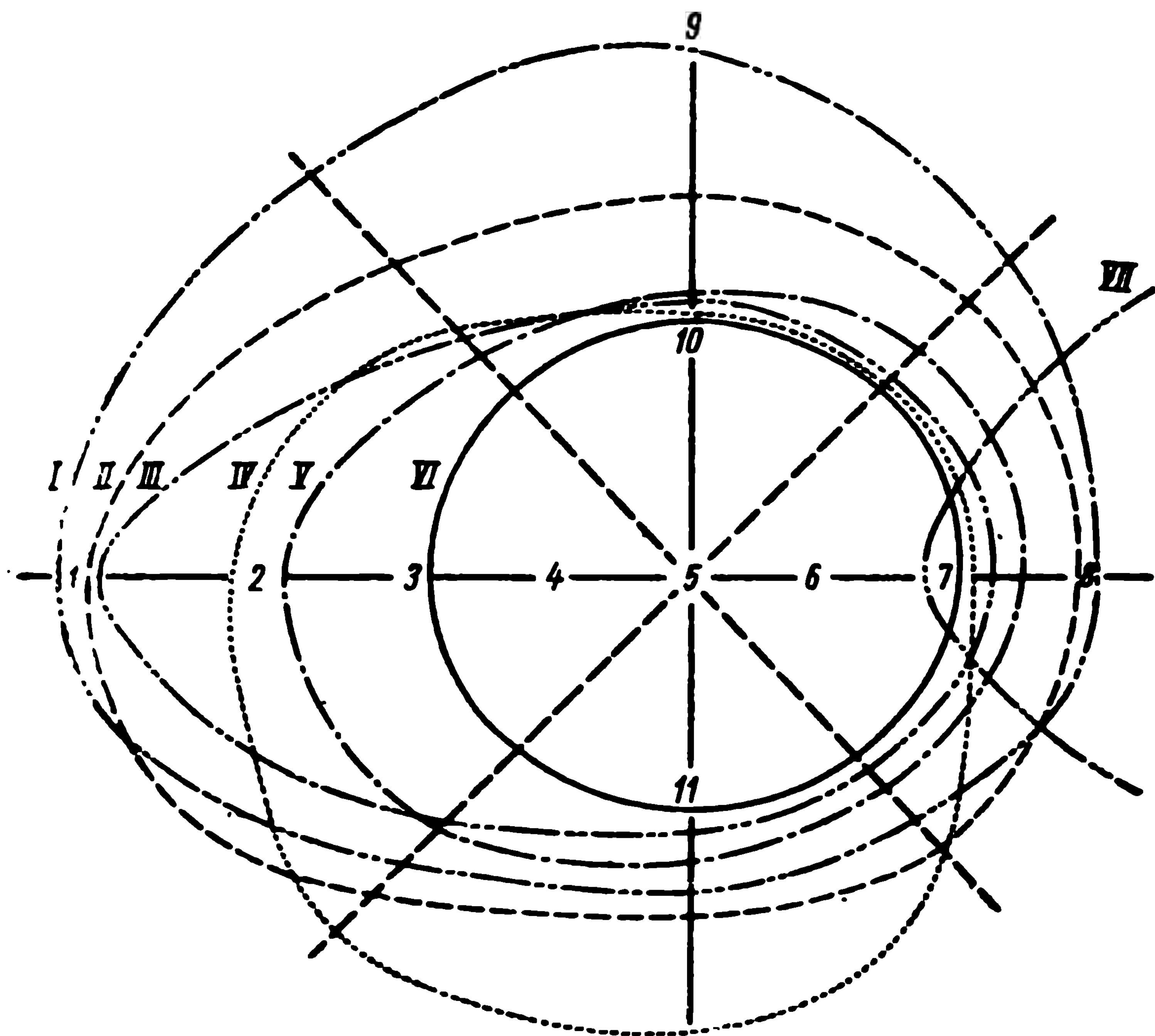


Рис 125. Обобщенная схема типов леса (эдафо-фитоценотические ареалы древесных пород) (по Сукачеву):

1 — сосновые болота (Sphagneta pinosa), *2* — сфагновые (sphagnosa), *3* — долгомошники (polytrichosa), *4* — черничники (myrtillosa), *5* — кисличники (oxalidosa), *6* — липовые (tiliosa), *7* — дубовые (quercetosa), *8* — известняковые и меловые (calcarea et cretacea), *9* — лишайниковые (cladinosa), *10* — брусничники (vacciniosa), *11* — приручьевые (fontinales); *I* — Pineta, *II* — Lariceta dahuricae, *III* — Cembreta, *IV* — Piceeta, *V* — Lariceta sibiricae, *VI* — Abiegna, *VII* — Querceta

На основе эдафо-фитоценотических рядов, построенных для лесов, образованных различными породами, В. Н. Сукачев (1938) дает обобщенную схему типов леса — эдафо-фитоценотические ареалы древесных пород (рис. 125). На этой схеме по тем же осям, которые были установлены для отдельных эдафо-фитоценотических рядов, показано место различных ассоциаций в зависимости от состояния тех или иных факторов среды. От центра вверх показано возрастание сухости, вправо — возрастание богатства почвы без избыточного увлажнения, вниз — избыточное проточное увлажнение, влево — избыточное застойное увлажнение (увлажнение при заболачивании). Фитоценотический ареал каждой древесной породы показан замкнутой линией, охватывающей те ассоциации, где данная порода может быть эдификатором. Очевидно, в лесах-кисличниках

в качестве эдификаторов могут выступать ель, пихта, лиственницы сибирская и даурская, сосна, сибирский кедр; в лесах с покровом из сфагновых мхов пихта и сибирская лиственница не могут быть эдификаторами, а леса с господством лишайников в напочвенном покрове образует только сосна. Со способностью древесных пород сочетаться с разными травяно-кустарничковыми ярусами связано явление инкумбации ярусов, наложения их одного на другой и выделение близнецовых рядов ассоциаций.

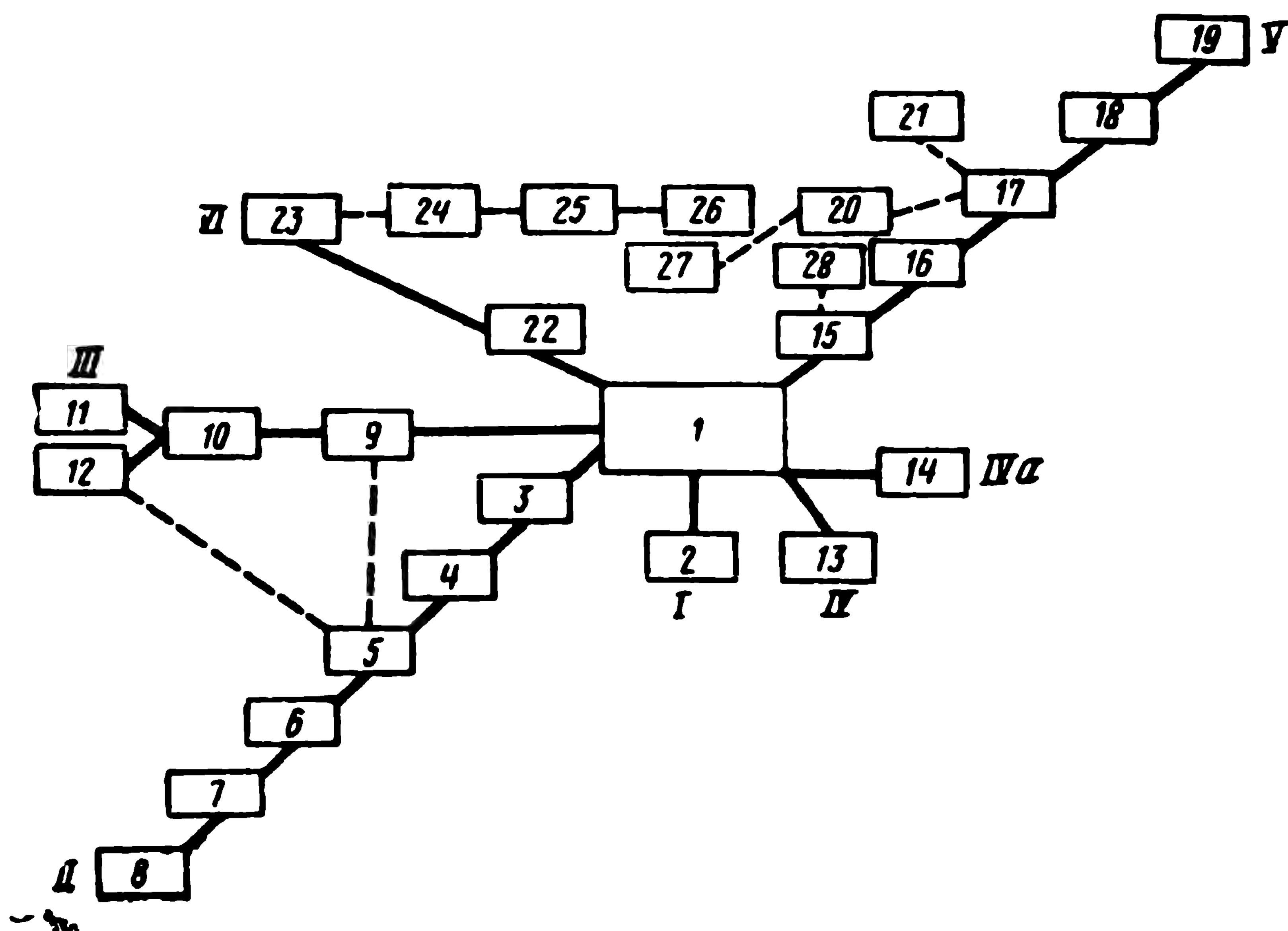


Рис. 126. Эколого-фитоценотические ряды тропической и субтропической растительности (на примере растительности Кубы) (По Воронову, 1969)

Сообщества:

1 — влажные тропические леса, *2* — галерейные леса, *3* — пальмовые леса из *Roystonea regia*, *4* — леса из *Bucida buceros*, *5* — саванновые болота, *6* — травяные болота, *7* — болота с рогозом *Typha domingensis*. *8* — водная растительность озер и прудов, *9* — солончаковые саванновые болота, *10* — солончаковые луга, *11* — солончаки, *12* — мангровые, *13* — нефелогилеи, *14* — сосновые леса полосы туманов, *15* — смешанные листопадно-вечнозеленые леса, *16* — листопадные леса, *17* — высокотравные саванны, *18* — колючне кустарники с кактусами, *19* — пустыни с колючими кустарниками и кактусами, *20* — песчаные пальмовые саванны с пальмой кана *Sabal sp.*, *21* — саванны на серпентинитах, *22* — леса из вечнозеленого дуба, *23* — сосновые леса на богатых почвах более тяжелого механического состава, *24* — сосновые леса на бедных супесчаных и песчаных почвах, *25* — пальмовые леса из *Colpothrinax writhii* на песчаных почвах, *26* — пальмовые с *Colpothrinax writhii* и сосновые саванны, *27* — растительность приморских пляжей, *28* — кустарниковая и кустарничковая растительность каменистых берегов моря

Методы построения эколого-фитоценотических рядов широко применяются не только к лесной растительности, но и к растительности тундры (Сочава, 1934; Александрова, 1956), лесотундры (Цинзерлинг, 1932), лугов (Шенников, 1938, 1941), степей (Исаченко и Рачковская, 1961).

А. Г Воронов (1969) сделал попытку применить эколого-фитоценотические ряды к изучению растительности тропиков (рис. 126).

Он выделил следующие ряды: I — проточное увлажнение почвы (без заболачивания), имеющее место по берегам рек; II — застойное увлажнение почвы (заболачивание) без засоления или с незначительным засолением; III — постепенное засоление почвы, сопряженное с увеличением увлажнения, обычно застойного, то с переменным, то с постоянным режимами; IV — возрастание относительной влажности воздуха, обычно сопряженное с некоторым понижением температур, наблюдающееся при подъеме в горы; оно может не сочетаться с возрастанием влажности почвы, так как горные склоны часто круты и почвы маломощны или почти отсутствуют; нередки выходы горных пород на дневную поверхность; IVa — то же, на более бедном субстрате и на менее значительных высотах; V — возрастание сухости воздуха и субстрата при тропическом температурном режиме, протекающее за немногими исключениями без заметного засоления; VI — то же, при субтропическом температурном режиме. Там, где сухой период приходится на лето, высокие температуры заметно усиливают действие сухости (тропический температурный режим), а там, где сухой период приходится на зиму, зимнее понижение температур несколько смягчает действие сухости на растения. В рядах V и VI наблюдаются и различия в длительности сухого периода.

Автор на примере растительности Кубы, оперируя с сообществами крупного ранга — типами растительности, классами и группами формаций, в редких случаях — с формациями, показывает распределение растительного покрова в зависимости от перечисленных факторов.

Иначе подходит к вопросам классификации лесов П. С. Погребняк, развивший идеи Е. В. Алексеева. В основе лесотипологической схемы Алексеева — Погребняка лежат два фактора: трофность (плодородие почв) и влажность (Погребняк, 1963 и др.). По трофности выделяются четыре ступени: боры, субори, сложные субори и дубравы, причем перечисленные названия условны. Так, к группе, названной дубравами, относят и бучины, и некоторые еловые, пихтовые и лиственничные леса, связанные с богатыми почвами. По влажности выделяют шесть ступеней: ксерофильные (очень сухие), мезоксерофильные (сухие), мезофильные (свежие), мезогигрофильные (влажные), гигрофильные (сырые), ультрагигрофильные (болота). Всевозможные сочетания ступеней трофности со ступенями влажности дают 24 варианта, которые могут быть изображены в виде сетки, где слева направо возрастает трофность, а сверху вниз — влажность местообитаний (рис. 127). Так, среди боров различают бор очень сухой, бор сухой, бор свежий, бор влажный, бор сырой и сосну по болоту и т. д.

Система Алексеева — Погребняка очень наглядна и внешне весьма проста, однако имеет существенные недостатки. У авторов объем типов леса значительно шире принятого В. Н. Сукачевым: к одному типу леса они относят не только коренные типы, но и производные. Таким образом, ельник и сменяющий его после вырубки березняк принадлежат, по П. С. Погребняку, к одному и тому же

	A	B	C	D	Гигротопы
0					Ксерофильные (очень сухие)
1					Мезо-ксерофильные (сухие)
2					Мезофильные (свежие)
3					Мезо-гигрофильные (влажные)
4					Гигрофильные (сырые)
5					Ультрагигрофильные (болота)
	Боры	Субори	Сложные субори	Дубравы	Трофотопы ←

Песчаный ковыль

Перловник

Мелкие осоки

Бессмертник

Кладония

Осока волосистая

Толокнянка

Сон-трава

Звездчатка

Брусника

Узколистная

Ясменник

мевуница

Зеленые мхи

Обыкновенная медуница

Черника

Женский папоротник

Таволга болотная

Молиния

Голубика

Сфагнум

Медо трога

Селезеночник

Багульник

Пушица

Сабельник

Болотный папоротник

Калужница

Клюква

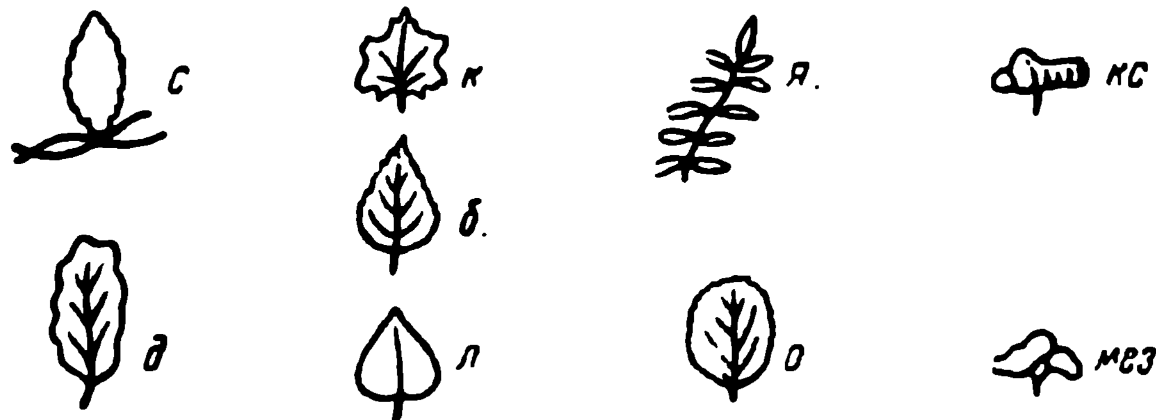


Рис. 127 Элафическая сетка (классификационная схема) лесов украинско-белорусского Полесья и лесостепи (по Погребняку).

0—5 обозначения гигротопов, *А* — *D* — обозначения трофотопов. Древесные породы: *с.* — сосна, *д.* — дуб, *к.* — клен остролистный, *б.* — береза, *л.* — липа, *я.* — ясень, *о.* — ольха, *кс.* — кустарники ксерофильные, *мез.* — кустарники мезофильные

типу. Тип леса отождествлен с типом лесорастительных условий. К типу леса отнесены не только лесные участки, но и те участки, на которых лесов в настоящее время нет, но где есть условия для образования того или иного типа леса. Поэтому сетку П. С. Погребняка принято считать системой не лесных типов, а лесорастительных условий и пользоваться ею удобнее в практике лесоразведения, но не для инвентаризации ныне существующих лесов. Для инвентаризации лесов наиболее подходит система типов леса, предложенная В. Н. Сукачевым.

НАИМЕНОВАНИЕ ТАКСОНОМИЧЕСКИХ ЕДИНИЦ

Название ассоциации дают чаще всего по доминантам нескольких ярусов или одного яруса, например ассоциация осоково-пырейная, ассоциация типчаково-ковылковая и т. д. При этом на последнее место, по предложению Ботанического института АН СССР, ставят то растение, которого в ассоциации больше. Ранее же придерживались обратного правила, поэтому в работах, опубликованных в 20—30-х годах, преобладающий вид стоит на первом месте.

Московская фитоценологическая школа, а также шведская называют ассоциации по доминантам каждого яруса, при этом доминанты одного яруса соединяются между собой знаком «+», а доминанты разных ярусов — знаком «—». Так, можно написать следующее название ассоциации: ассоциация *Abies sibirica* + *Picea obovata* — *Oxalis acetosella* — Hypnaceae, или по-русски: ассоциация пихты сибирской + ели сибирской — кислицы обыкновенной — гипновых мхов. Название наиболее обильного (в ярусе) растения помещают на первом месте.

Наименование ассоциации может состоять из двух слов: корня латинского родового названия эдификатора, к которому прибавляют окончание etum (например, Piceetum, Pinetum), и корня названия какого-либо из субэдификаторов, прибавляя к нему окончание osum (например, polytrichosum, sphagnosum). Если ясно, о каком виде эдификатора идет речь, то достаточно родового наименования, если же нет, то для образования первого слова можно брать видовое название растения, если оно является нарицательным, например для леса из Populus tremula — Tremuletum. Или к первому слову прибавляют видовой эпитет, образованный из корня видового названия растения с окончанием ae или e, например, Piceetum obovatae, Stipetum sareptanae. Иногда в наименовании ассоциации для второго слова вместо названия субэдификатора дают определение какой-либо особенности фитоценоза: magnoherbosum — высокотравный, fontinale — приручьевой, purum — чистый (без напочвенного покрова), montanum — горный, subalpinum — субальпийский и т. д.

Таким образом, названия ассоциаций выглядят так: Piceetum oxalidosum, Quercetum magnoherbosum, Pinetum sibiricae hylocomiosum и т. п. Если в главном ярусе господствуют несколько видов, то из их названий образуется сложное существительное, напри-

мер Betuleto-Tremuletum, Acereto-Tilietum и т. д. Наряду с латинскими названиями применяют и русские, более понятные широкому кругу читателей. Их строят аналогично латинским названиям, например бор-черничник, бор-брусничник, ельник-кисличник, ельник-зеленомошник и т. д. При этом первая часть этого названия (бор, ельник, дубрава, бучина), отражающая господство древесной породы, может быть использована для наименования формации.

Кроме того, употребляют народные названия: суборь (смешанные леса из сосны и других пород — ели дуба, березы, осины, черной ольхи), сугрудок (смешанные хвойно-лиственные леса), рамени (ельники и пихтарники на богатых почвах) и т. д. с соответствующими эпитетами, характеризующими их нижние ярусы (например, суборь-черничник, сугрудок-кисличник и т. д.). Детально правила обозначения ассоциаций разработаны в работе Г В. Домрачева (1936).

Названия группы ассоциаций строятся так же, как ассоциации, только при этом прибавляют группы ассоциаций: например, группа ассоциаций ельники-зеленомошники. При бинарной латинской номенклатуре группы ассоциаций обозначают так же, как ассоциации, но оба слова берут во множественном числе (окончания слов — а), например Piceeta hylocomiosa. Формации называют по эдификатору словом во множественном числе, например Piceeta *P. obovata*, *Pineta P silvestris*. По-русски формации звучат так: формация сосны обыкновенной, формация ели сибирской и т. д.

Для обозначения близнецовых рядов ассоциаций предложено после названия прибавлять слово type — тип, например пишут Myrtillus-type, Oxalis-type и т. д.

ГЛАВА 11

НЕКОТОРЫЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ ПРОСТРАНСТВЕННОГО РАЗМЕЩЕНИЯ ФИТОЦЕНОЗОВ

Как уже говорилось, сообщества, относящиеся к сходным таксономическим категориям (например, ассоциации, принадлежащие к одной группе ассоциаций, группы ассоциаций, принадлежащие к одной формации), редко граничат друг с другом и редко образуют значительные сплошные массивы. Чаще соседствуют друг с другом сообщества, относящиеся к разным формациям, иногда даже к различным типам растительности.

Такое распределение растительных сообществ определяется неодинаковыми условиями среды. В главе о связи фитоценозов с ландшафтами было указано, что ландшафт включает различные морфологические части — фации, простые и сложные урочища, местности. Если каждой фации соответствует определенный фитоценоз (а при антропогенных изменениях растительности и не один), то простое урочище, образованное теми или иными фациями, характеризуется участием фитоценозов, относящихся к различным ассоциациям. Еще большая пестрота растительного покрова свойственна ландшафту, где сочетаются разные типы простых и сложных урочищ, часто объединяющихся в определенные типы местности. Неоднородность растительного покрова может иметь разный масштаб и разную сложность.

Различные фитоценозы, сочетаясь друг с другом, образуют комплексы. Комплексами называют чередование чаще небольших, иногда более обширных фитоценозов, относящихся к различным ассоциациям, сменяющих друг друга (обычно неоднократно) в пространстве в зависимости от особенностей микрорельефа, почв и т. д. Комплексы характеризуются сопряженностью элементов, которые представляют собой стадии одного сукцессионного процесса; таковы, например, комплексы на солончаковых и солонцовых почвах, комплексы на черноземных и луговых водораздельных почвах и т. д.

В отличие от комплексов комбинации (Коровин, 1934) представляют собой такое сочетание участков местности с характерной для них растительностью, которое отличается отсутствием сопряженности между элементами. Элементы комбинаций имеют незави-

симое друг от друга происхождение. Таковы, например, сочетания участков глинистых с песчаными, такыров и песков и т. д.

Т. И. Исаченко (1966) предложила другое понимание термина «комбинация», применяя его ко всем неоднородностям растительного покрова крупнее фитоценоза, представляющим закономерно повторяющиеся сочетания фитоценозов. Она различает три ранга комбинаций: микро-, мезо- и макрокомбинации; В. Д. Александрова (1969) присоединяет к ним еще мегакомбинации. С нашей точки зрения, таким неопределенным по объему и по особенностям термином для обозначения неоднородностей растительного покрова мог бы служить термин «сочетания».

Нередко комплексы образованы фрагментами фитоценозов.

Как указывает Г. И. Дохман (1959), первым ботаником, который выдвинул понятие комплекса и применил его при описании болот, был Ж. Лоренц (Lorenz, 1858). Затем комплексы описывали австрийский ботаник А. Кернер (Kerner), русские почвоведы П. А. Костычев и Н. А. Димо. Комплексы области полупустыни были охарактеризованы по почвам Н. А. Димо, а по растительному покрову — Б. А. Келлером в 1907 г. (Димо и Келлер, 1907). Кроме полупустыни, комплексы очень широко распространены в пустынях, особенно северных, и во многих типах тундр; наблюдаются они также на пойменных лугах и в других условиях.

Комплексы классифицируют по различным их особенностям.

По причинам возникновения Б. В. Виноградов (1966) выделяет следующие типы комплексности:

1. Контракционная комплексность, образующаяся под действием уменьшения объема и растрескивания почв и грунтов в результате сезонных и многолетних изменений их влажности.

2. Экстенсионная комплексность, являющаяся следствием распухания и выпирания почв и грунтов под влиянием увеличения их объема при накоплении солей.

3. Суффозионная комплексность, связанная с локальным вымыванием солей и мельчайших почвенных частиц и с просадками, возникающими в результате этого процесса.

4. Эрозионная, или абляционная, комплексность, вызванная стоком поверхностных вод на склонах и вызываемой этим эрозией.

5. Эоловая комплексность, связанная с деятельностью ветра, то выдувающего почвенные частицы, то накапливающего их.

6. Аллювиальная комплексность, наблюдающаяся в поймах и на речных террасах и связанная с образованием гривистого микрорельефа.

7. Оползневая, или гравитационная, комплексность, возникающая в результате смятий и разрывов оползневых тел.

8. Флюктуационная комплексность, вызванная истечением тонкодисперсных грунтов при их увлажнении или промерзании.

9. Литогенная комплексность, связанная с частыми сменами химического и физического составов подстилающих коренных пород.

10. Фитогенная комплексность, развивающаяся под влиянием средообразующего воздействия растительности.

11. Зоогенная комплексность как следствие воздействия грызунов, копытных и других животных на особенности растительного покрова, почв и микрорельефа.

12. Антропогенная комплексность — результат непосредственного воздействия человека на природные условия.

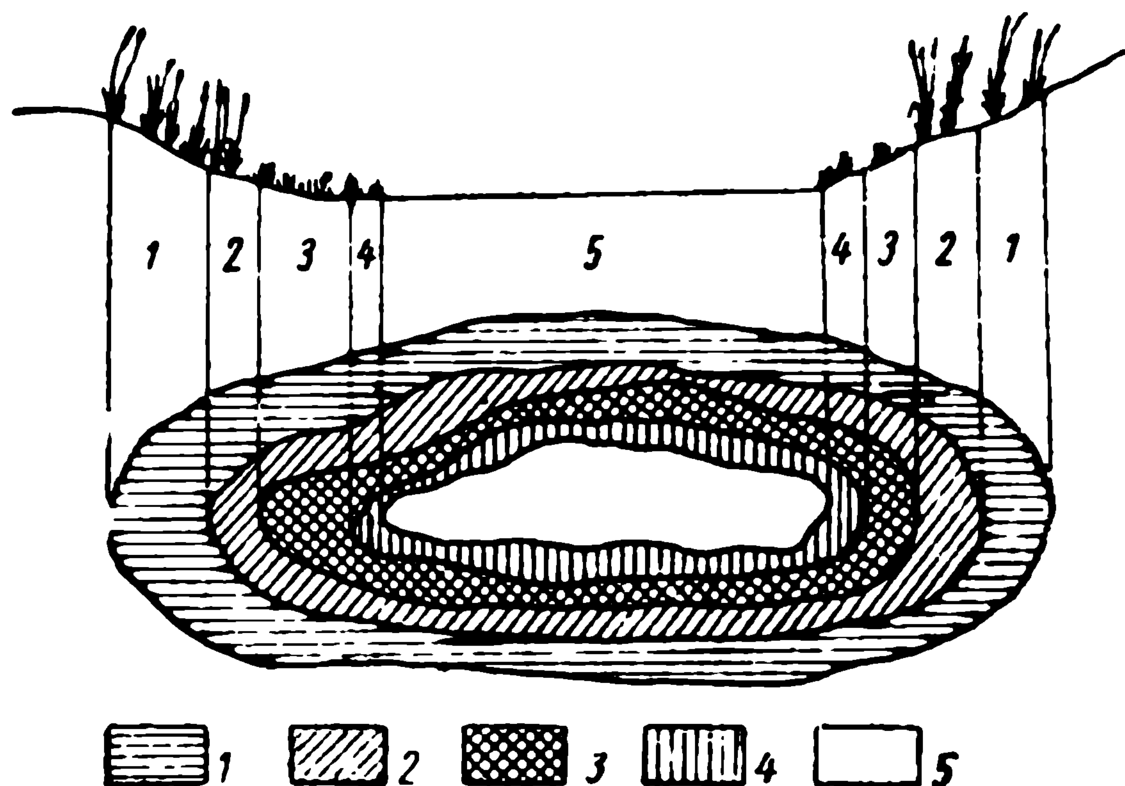


Рис. 128. Обобщенная схема растительности сора (по Востоковой):

1 — заросли чия (*Lasiagrostis splendens*) и гребенщика (*Tamarix sp.*), 2 — заросли тростника *Phragmites communis*), 3 — заросли сарсазана (*Halocnemum strobilaceum*), 4 — заросли солероса (*Salicornia herbacea*), 5 — поверхность сора, лишенная растительности

Каждый тип комплексности характеризуется определенным рисунком границ элементов комплекса, хотя в пределах каждого генетического типа могут быть различные формы комплексов.

По взаимному расположению компонентов комплексов различают несколько типов (Глумов, 1948).

1. Поясные комплексы (рис. 128) представляют собой узкие полосы растительности, сменяющие друг друга в пространстве в зависимости от изменения увлажнения, засоленности и других факторов в одном определенном направлении. Обычно развиты на склонах, часты в поймах. В каждой поясной системе чередование поясов однократное, но сами поясные системы повторяются неоднократно. По форме поясные комплексы могут быть концентрическими, бицентрическими, эксцентрическими и т. п. (Алехин, 1923—1924, 1925). Такие поясные комплексы образуют экологические ряды растительного покрова.

Примеры строения поясных комплексов и экологических рядов на лугах приведены на рис. 129.

При изучении экологических рядов в каждой из ассоциаций, образующих экологический ряд, закладывают пробные площади и площадки. Растительность этих ассоциаций сравнивают между собой. Изучение конкретных экологических рядов и сопоставление последовательности смены одной ассоциации другой в зависимости от изменений одного фактора (например, увлажнения) позволяет построить общий, суммарный экологический ряд, не принимая во внимание особенности каждого конкретного ряда.

На основе нескольких конкретных, сходных друг с другом экологических рядов выявляют обобщенный экологический ряд: в каж-

дом конкретном экологическом ряду могут отсутствовать некоторые ассоциации, а на основе сравнения этих рядов определяется место каждой ассоциации в обобщенном ряду. Прослеживают изменение обилия, проективного покрытия и других особенностей каждого вида в различных ассоциациях экологического ряда и его роль в этих ассоциациях.

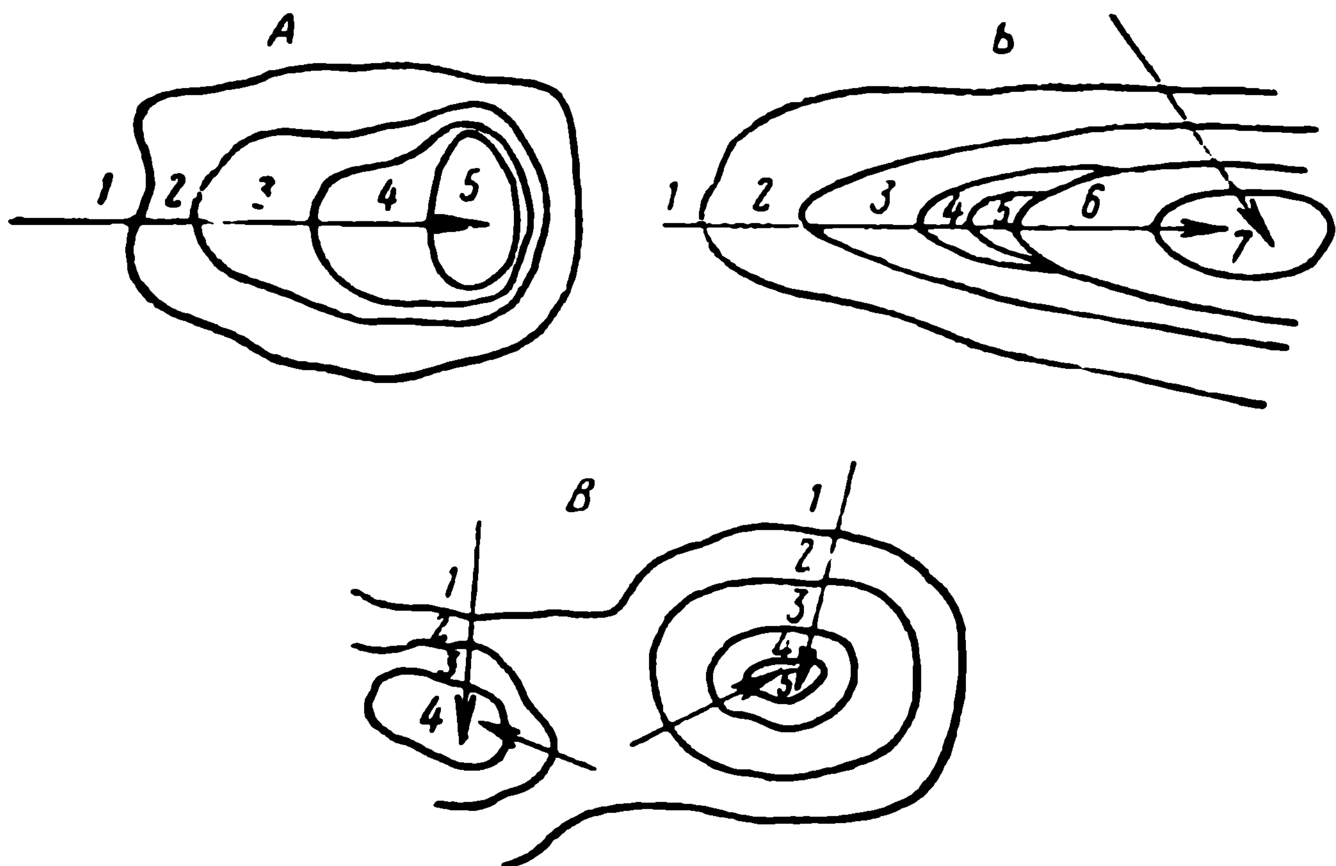


Рис. 129. Примеры комплексов и экологических рядов на лугах (по Алехину). *А* — концентрическая поясная комплексность; *Б* — часть эксцентрического комплекса поясов (фитоценозы *5* и *4* находятся с одной стороны); *В* — бицентрический комплекс поясов (пояса располагаются вокруг двух наиболее увлажненных центров). Цифрами обозначены различные фитоценозы. Направление стрелок указывает увеличение влажности

2. Мозаичные комплексы включают несколько типов почвенных разностей и несколько растительных ассоциаций, часто относящихся к различным формациям, причем ни одна из них не господствует (см. рис. 104).

3. Мозаично-поясные комплексы: на мозаичном фоне рассеяны отдельные участки поясного строения (рис. 130).

4. Диффузные комплексы: отдельные участки одной ассоциации диффузно включены в площадь другой ассоциации, образующей фон.

5. Мозаично-диффузные комплексы: представляют переходный тип между мозаичными и диффузными, включающий оба типа комплексности.

6. Комбинированные комплексы: включают разные элементы предыдущих типов комплексов. На рис. 131 показан такой комбинированный комплекс по склону долины Узбоя: внизу, на первом плане — мозаичный комплекс, представляющий чередование участков с преобладанием ситника (*Juncus* sp.) и злака эриантуса (*Erianthus* sp.) и пятен низкорослых зарослей свинороя (*Cynodon*

dactylon) с примесью сыти (*Cyperus* sp.) и ажрека (*Aeiuropus littoralis*). Далее сплошной пояс с преобладанием ситника и эриантуса, пояс с тополем-турангой (*Populus diversifolia*), а в средней и верхней частях склона — пояс черкеза (*Salsola richteri*) с примесью белого саксаула (*Haloxylon persicum*).

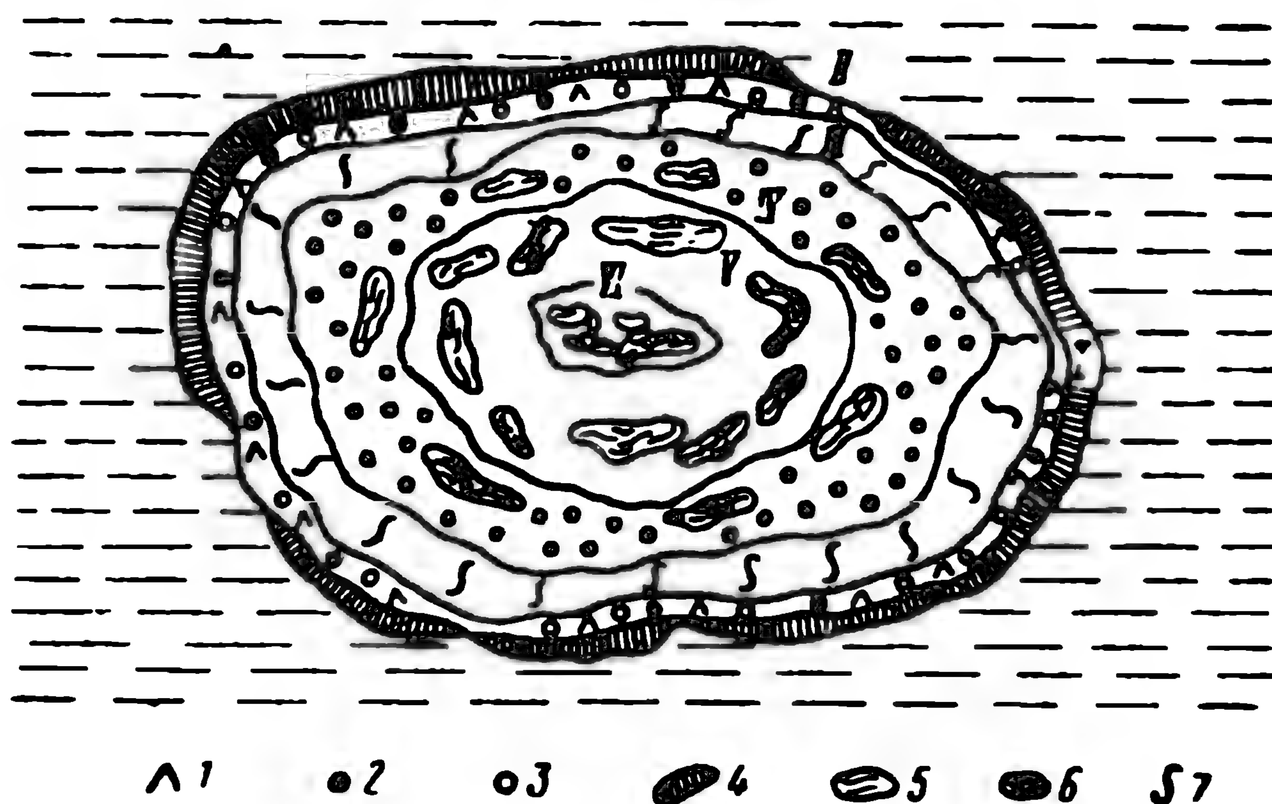


Рис. 130. Схема распределения растительности на болоте прибеломорского типа, остров дельты Северной Двины (по Кацу, Кудряшову и Эпштейну): *I* — луговые ассоциации, *II* — ассоциации заболоченного леса, *III* — комплексы ассоциаций лесного мезотрофного болота, *IV* — олиготрофные болота с сосной, *V* — безлесные олиготрофные болота, *VI* — комплексы «площадей», т. е. сфагново-лишайниковых гряд и озерков:

1 — ель, *2* — сосна, *3* — береза, *4* — луг, *5* — гряды, *6* — озерки, *7* — *Sphagnum*



Рис. 131 Комбинированный комплекс по склону долины Узбоя (фото Шавыриной)

11

По количеству различных компонентов (фитоценозов, относящихся к разным ассоциациям) различают двух-, трех-, четерых- и многочленные комплексы.

Для изучения разных типов комплексов широко применяют метод профилей — транссект. В отличие от метода экологических рядов, при котором пробные площади и площадки закладывают в каждой ассоциации, не образуя непрерывного ряда, при методе профилей ведут непрерывное, с начала до конца транссекты описание, картографирование или зарисовку растительного покрова.

На транссектах часто зарисовывают горизонтальные или вертикальные проекции растений, но иногда только надземные части или надземные и подземные.

Следует отметить, что некоторые авторы, например В. Н. Сукачев, считают комплексами лишь мозаичное сочетание участков растительности (с многократным повторением одноименных компонентов), а поясное (с однократным повторением одноименных компонентов в каждой системе) к числу комплексов не относят. Однако существование переходных типов между мозаичными и поясными комплексами заставляет согласиться со сторонниками более широкого толкования явления комплексности.

По характеру границ различают два типа комплексов.

Контурный комплекс, как его назвал Л. Г Раменский (1938), или комплекс «а», по Г. И. Дохман (1936), характеризуется резкими физиономическими отличиями элементов, хорошо заметными границами. Плавный комплекс Раменского (комплекс «б» Дохман) характеризуется нерезкими физиономическими отличиями элементов и постепенными границами между ними.

Как известно, комплекс — это наименьшее проявление неоднородности растительного покрова за пределами отдельных фитоценозов, но в пределах самих фитоценозов наблюдается мозаичность. Поэтому уместно напомнить, как отличать мозаичность от комплексности.

Е. М. Лавренко (1951, 1952) указывает, что при мозаичности размеры отдельных пятен внутри сообщества измеряются при их пересечении дециметрами или немногими метрами, тогда как в комплексах при пересечении отдельных пятен разных сообществ их размеры измеряются несколькими метрами или несколькими десятками метров.

При мозаичности наблюдается взаимное влияние растений соседних пятен, при комплексности этого нет. П. Д. Ярошенко добавляет к этому признаку еще один: при мозаичности каждое пятно представляет одну-единственную микрогруппировку, при комплексности каждое пятно слагается из пятен различных микрогруппировок (см. рис. 46).

Наиболее существенно то обстоятельство, что при мозаичности отдельные, иногда довольно резко отличающиеся друг от друга участки, находятся под воздействием одного и того же или одних и тех же эдификаторов, образующих сообщество. А при комплекс-

ности отдельные элементы комплексов, хотя и связаны друг с другом, но общих эдификаторов при этом не имеют.

По-видимому, комплексы чаще всего соответствуют простым урочищам ландшафта.

Что касается растительного покрова более обширных поверхностей, то, как правило, комплексные участки сочетаются в пространстве с другими комплексными участками и фитоценозами. Таким сочетанием комплексов и фитоценозов может быть занят, например, склон долины, водораздел, днище долины и т. д. В свою очередь сочетанием еще более крупного порядка является растительный покров, объединяющий днище долины, ее склоны и прилежащие водоразделы.

Для этих все возрастающих по площади проявлений неоднородности растительного покрова предлагались различные наименования (Александрова, 1969): микро-, мезо- и макрокомплексы, и «элементарные территориальные комплексы», и «объединения», и многие другие. Все эти наименования страдают тем недостатком, что они совершенно не связаны с природно-территориальными комплексами различного ранга. Поэтому, вероятно, лучше было бы писать о растительности сложных урочищ, местностей, ландшафтов и ландшафтных районов, поскольку природно-территориальный комплекс определенного ранга характеризуется определенным рангом сочетания растительных сообществ и их комплексов.

Следует упомянуть о том, что при картографировании растительного покрова обычно приходится иметь дело именно с сочетаниями сообществ и их комплексов различного ранга в зависимости от масштаба карты. При этом возможны два принципа: картографирование тех сочетаний, которые имеются на данной территории, или, как указывал еще Дюрье (Du Rietz, 1931), нанесение на карту лишь сообщества, доминирующего в данной местности (класса, группы формаций, формации, группы ассоциаций или ассоциации в зависимости от масштаба карты), в то время как все остальные сообщества, занимающие относительно меньшие площади, не находят на карте отражения.

З. В. Карамышева и Е. И. Рачковская (1968) на примере фрагмента карты растительности Центрального Казахстана предлагают классификацию не только отдельных сообществ, но и их комбинаций различного ранга. Эта схема в интерпретации В. Д. Александровой (1969) выглядит следующим образом.

А. Фитоценозы.

а) Фитоценоз ⟶ ассоциация ⟶ группа ассоциаций ⟶ класс ассоциаций.

Б. Микрокомбинации (первая степень сложности).

а) Комплекс сообществ ⟶ тип комплекса ⟶ группа типов комплексов ⟶ класс типов комплексов.

б) Микропоясный ряд фитоценозов ⟶ тип микропоясного ряда ⟶ группа типов микропоясных рядов ⟶ класс типов микропоясных рядов.

в) Серия сообществ ⟶ тип серии ⟶ . . . »

В. Мезокомбинации (вторая степень сложности).

а) Ряд комплексов ⟶ тип ряда комплексов ⟶ ...

б) Совокупность микропоясных рядов ⟶ ...

в) Совокупность серий ⟶ тип совокупности серий ⟶ ...

Г. Макрокомбинации (третья степень сложности).

а) Геоботанический район ⟶ тип геоботанического района ⟶ ...

Таким образом, в этой классификации есть типологические категории не только для сообществ, но и для их комплексов, для их микропоясных рядов, которые авторы вслед за В. Н. Сукачевым отличают от комплексов, и для серий сообществ, под которыми авторы понимают совокупность сообществ, входящих в сукцессионный ряд.

Типизируются и мезокомбинации (по терминологии Т. И. Исаченко), и макрокомбинации. Это позволяет составлять легенды к картам на основе типизации и отдельных сообществ, и их комплексов, и их серий.

Макрокомбинации растительного покрова соответствуют геоботаническим районам — одной из низших единиц геоботанического районирования.

При решении вопросов районирования следует иметь в виду, что распределение фитоценозов и их сочетаний по земному шару определяется зональными и провинциальными влияниями. Зональностью растительного покрова называют смену растительного покрова в пространстве под влиянием климатических факторов. Наиболее очевидна эта смена при движении с юга на север, однако и при движении от окраин континента вглубь зональность также отчетлива, хотя проявляется слабее.

Впервые зональные особенности в распространении растительности были подмечены в начале прошлого столетия великим немецким ученым А. Гумбольдтом, который установил различия между особенностями распределения растений в горах и на равнинах, а также показал сочетание воздействия современных экологических и древних геологических причин на распространение растительных сообществ.

Более детальная разработка учения о мировой зональности принадлежит В. В. Докучаеву (1953).

Зональные влияния связаны с действием климата, провинциальные — с особенностями геологического строения того или иного региона, с его рельефом, геологической историей и т. п. Зональность в распределении растительного покрова определяется двумя основными факторами: температурным режимом и режимом влажности.

Наиболее влажные и теплые экваториальные районы земного шара характеризуются наиболее мощным растительным покровом — классом формаций дождевых лесов (гилей), многоярусных, с обильными межъярусными растениями (лианами, эпифитами). Жизненные процессы в этих лесах идут непрерывно в течение года. По мере удаления от экватора и морского побережья возрастает

сухость. Вначале она приводит к изменению структуры леса: видовой состав древостоя обедняется, постепенно возрастает роль подлеска и травяного покрова. Класс формаций дождевых лесов через смешанные тропические леса сменяется классом формаций лесов с листвой, опадающей на сухое время года (листопадные тропические леса). При дальнейшем возрастании сухости невозможно существование и этих лесов, и они сменяются типом растительности саванн (площадь которых сильно расширена за счет вырубки лесов).

В отличие от листопадных тропических лесов, в которых деревья образуют более или менее сплошной покров, в саваннах они разбросаны поодиночке или небольшими группами среди злакового покрова. Наконец, сухость, увеличиваясь еще более и продолжаясь значительную часть года или весь год, приводит к смене типа саванн типом сухих пустынь, которые простираются на север далеко за пределы тропического пояса, достигая областей с суровой зимой, и подразделяются на тропические, субтропические и пустыни умеренного пояса. В пустынях преобладают крайне ксерофильные формы растений: из деревьев встречаются виды с чешуйчатыми, редуцированными листьями, иногда суккулентные; господствуют ксероморфные кустарники, кустарнички и полукустарнички. Широко представлены эфемеры и эфемероиды, которые проходят жизненный цикл в краткие периоды, когда в пустынях достаточно влаги.

Чем дальше к северу, тем холоднее и в то же время влажнее. При более низких температурах для насыщения воздуха парами нужно меньше влаги, поэтому в центральных частях континента пустыни уступают место типу степной растительности (мы опускаем характеристику зон растительности, развивающейся в переходных условиях полупустынь, лесостепей и лесотундр).

Ближе к побережьям пустыни сменяются классом формаций склерофильных (лавровых) лесов. В более холодном океаническом и умеренно-контитентальном климате склерофильные леса сменяются классом формаций лесов с опадающей на холодное время года листвой (широколиственных лесов умеренного пояса), а при дальнейшем похолодании — классом формаций хвойных лесов умеренного пояса. Наконец, там, где леса не могут существовать вследствие слишком низких температур и других причин, они сменяются типами растительности тундр и холодных пустынь.

Таковы самые общие черты распределения зональной растительности земного шара.

В некоторых случаях общая картина широтной зональности нарушается вследствие холодных океанических течений и значительных горных поднятий, вызывающих резкий сдвиг границ зон. Так, если на континенте Евразии границы зон имеют направление, близкое к широтному, то в Северной Америке с востока на запад сменяют друг друга широколиственные леса, травянистые пространства прерий, пустыни, что связано с высокими меридионально протянувшимися горными цепями западной части континента,

преграждающими путь западной циркуляции атмосферы, приносящей влажные воздушные массы. Под влиянием холодного Лабрадорского течения южная граница тундры в восточной части материка Северной Америки спускается до середины острова Ньюфаундленд (это соответствует широте Парижа, лежащего в подзоне широколиственных лесов).

Зональная растительность занимает в пределах зон плакорные местоположения. Термин «плакор», введенный в науку Г. Н. Высоцким, означает выровненные водораздельные (междуречные) пространства, хорошо дренированные, с почвами среднего механического состава (от супесей до суглинков). По развитию растительных сообществ различного ранга в плакорных условиях зоны подразделяются на подзоны первого порядка, а подзоны первого порядка — на подзоны второго порядка.

Зоны чаще всего классифицируют по типам или подтипам растительного покрова (зона арктических пустынь, зона тундр и т. д.). Подзоны первого порядка чаще всего выделяют по господству сообществ, относящихся к определенным классам формаций или определенным группам формаций. Подзоны второго порядка — по свойственным им группам формаций или формациям растительности. Так, в пределах лесной зоны Восточной Европы выделяют три подзоны первого порядка: темнохвойных лесов (тайги), смешанных лесов и широколиственных лесов. В первой из этих подзон выделяют подзоны второго порядка северных темнохвойных лесов (северной тайги), средней тайги, южной тайги (некоторые авторы к северу от подзоны северной тайги выделяют еще одну подзону — редкостойных темнохвойных лесов).

Однако существованием зональной растительности не исчерпывается все многообразие растительного покрова любой зоны или подзоны. В пределах каждой зоны или подзоны, кроме зональной, можно наблюдать также интразональную и экстразональную растительность. При этом, как было сказано, зональная растительность занимает плакоры, которые в общем лежат вне сферы заметного действия различных локальных факторов — заболачивания (чаще имеющего место на плохо дренированных почвах тяжелого механического состава), заливания полой водой рек (в поймах), выходов на поверхность коренных пород (на склонах), опесчанивания почвы и пр.

При этом, по-видимому, нельзя говорить о зональных ассоциациях: каждая конкретная ассоциация, которая наблюдается в плакорных условиях, более или менее приближается к зональному типу растительности, представляющему собой некоторое отвлечение: водораздел может быть более или менее повышенным, более или менее увлажненным и т. д. Поэтому зональными являются в основном формации, реже — группы ассоциаций, но не ассоциации.

Интразональная растительность испытывает определенные зональные влияния, которые преломляются в жизни и строении интразональных фитоценозов менее заметно и резко, чем в жизни зональных фитоценозов. Интразональная растительность нигде,

ни в одной зоне не встречается в плакорных условиях, но может существовать в нескольких соседних зонах или даже во всех зонах земного шара. Примерами интразональной растительности служат луговая растительность пойм, растительность болот, скал, осыпей, боров на песчаной почве и проч.

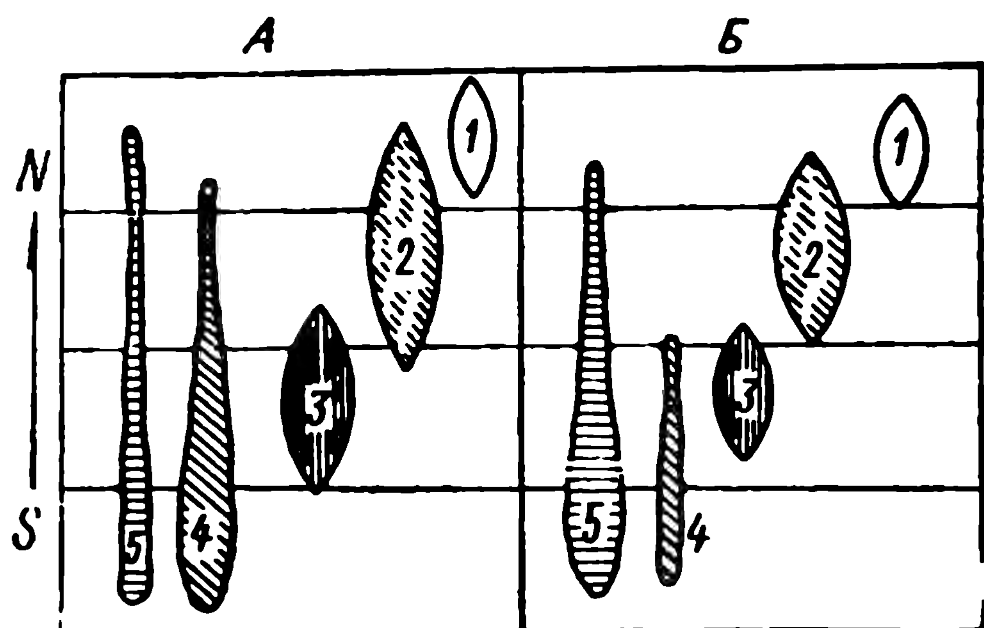


Рис. 132. Схематическое распределение типов сфагновых болот в европейской части СССР по широтным зонам (по Кацу). Горизонтальные полосы сверху вниз: полярная зона, северная зона, средняя зона, южная зона; *А* — западные варианты; *Б* — восточные:

1 — бугристые болота, *2* — Аара-more, *3* — сфагновые болота с мочажинными комплексами, *4* — сфагновые болота с комплексами кустарничковых и пушицевых ассоциаций, *5* — сфагновые болота с комплексами кустарничковых ассоциаций

Прекрасный пример зональных влияний на распространение интразональных сообществ представляют типы сфагновых болот, которые очень существенно различаются в зависимости от своего широтного и долготного положения (рис. 132). То же можно сказать и о любом другом интразональном растительном сообществе. Поэтому все интразональные сообщества в сущности не чисто интразональны, а интразонально-зональны. Мы считаем нецелесообразным выделение особой азональной растительности. В. В. Алехин и другие авторы, которые наряду с интразональной выделяют и азональную растительность, полагают, что интразональная растительность свойственна лишь нескольким соседним зонам, а азональная — всем зонам земного шара. По-видимому, принципиальных различий между интразональной и так называемой азональной растительностью нет: все зависит от объема изучаемого сообщества: если речь идет о типе растительности, он может быть «азональным» (например, тип растительности болот), но если имеется в виду более мелкая таксономическая единица в пределах этого типа (например, группа формаций сфагновых болот), то она будет уже интразональной.

В наибольшей степени условия существования выравнены в водоемах, поэтому водная растительность проявляет значительно больше черт сходства даже в удаленных друг от друга областях земного шара, чем растительность наземная. Наблюдается лишь обеднение растительности водоемов по мере движения к северу и к югу от экватора.

Экстразональная растительность (этот термин был введен Пачоским, 1915) — это та растительность, которая встречается в данной зоне в неплакорных условиях, но за пределами этой зоны, к северу или к югу от нее, является зональной. Примеры — участки широколиственных лесов по склонам балок, леса в речных до-

линах в зоне саванн, островки степной растительности на склонах южной экспозиции в пределах лесной зоны и т. д.

Для структуры растительного покрова той или иной зоны характерно преобладание зональной растительности по площади, что и служит основой для ее изображения на картах, масштаб которых не позволяет внести изображение интра- и экстразональных сообществ. Однако там, где водоразделы не имеют плакорного характера, а представлены заболоченными равнинами (Западная Сибирь) или заняты песчаными наносами, также частично заболоченными (Полесье), зональная растительность по площади уступает первое место растительности интразональной (болотам в Западной Сибири, борам в Полесье).

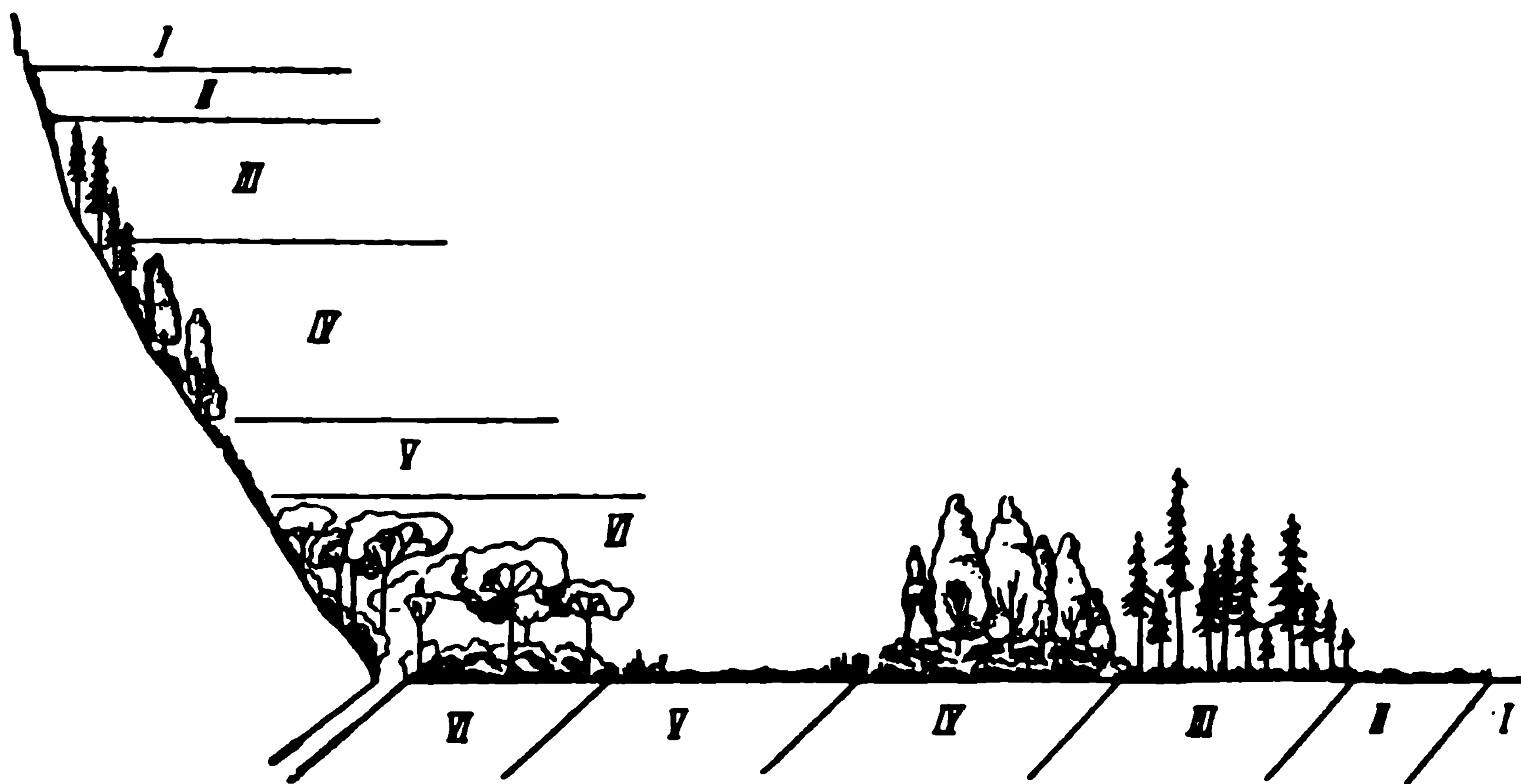


Рис. 133. Приблизительное соответствие широтных жизненных зон и высотных поясов в Северной Америке (по Волкотт): *I* — снег и лед, *II* — тундры, *III* — хвойные леса, между тундрой и хвойными лесами «древесная линия», линия границы деревьев (северная и высокогорная), *IV* — лиственные леса с опадающей листвой, *V* — пустыни или злаковые формации, *VI* — тропические леса, такая же «древесная линия» между пустынями или злаковыми формациями и тропическими лесами

Зональная структура растительного покрова на равнинах сочетается с его высотной поясностью в горных странах. Высотные пояса растительности в горах до известной степени сходны с широтными зонами растительности равнин, и это дает право до некоторой степени аналогизировать эти явления (рис. 133) Однако между ними существуют и различия. Наиболее существенно то, что факторы, вызывающие образование зон и поясов, далеко не тождественны. От экватора к северу и к югу с одной стороны и от подножия гор к их вершинам — с другой по-разному меняются условия светового режима, периодичность хода климатических факторов в течение года и ряд других особенностей климата; не-

одинаковы режим атмосферного давления, парциального давления кислорода, участие в солнечном спектре ультрафиолетовых лучей и проч. Зоны широки и относительно непрерывны, пояса узки и прерывисты. Поэтому в горах растительные сообщества представлены фрагментами и очень часто занимают незначительные площади, не достигающие размеров площади выявления.

В горах выражены явления, аналогичные зональной, интразональной и экстразональной растительности равнин; можно выделить поясную, внепоясную и межпоясную растительность. Основная растительность каждого пояса может быть названа поясной.

Поясная растительность выше или ниже расположенного пояса, развитая в данном поясе по особо благоприятным для нее участкам и в этом отношении аналогичная экстразональной растительности равнин, может рассматриваться как внепоясная. Таковы участки степной растительности в лесном поясе гор по более крутым участкам южных склонов, вкрапленные в этот пояс островками, или такие же островки лугово-альпийской растительности в пределах лесного пояса по затененным участкам северных склонов. Конечно, здесь речь идет именно об островках растительности, так как, например, языки степной растительности, заходящие снизу в пояс лесов и связанные с расположенным ниже поясом степей, не представляют внепоясной растительности, а являются лишь частью степного пояса.

Наконец, растительность, нигде в горах не образующая своего пояса, а встречающаяся во многих поясах, может быть по аналогии с интразональной растительностью названа межпоясной. Такова, например, растительность скал, каменистых осыпей, долин речек на горных склонах.

В пределах горных систем есть пояса, которым трудно или невозможно найти аналогию в равнинных зонах. Таковы, например, парамосы вершин экваториальных горных систем, нефелогилеи (леса полосы туманов) гор экваториальных и тропических областей, альпийские луга и др.

Набор высотных поясов (т. е. структура системы поясности) и характер отдельных поясов в пределах этой системы зависят от географического положения данной горной страны: от ее расположения по отношению к экватору и по отношению к берегам континентов (Станюкович, 1960 и др.). Иначе говоря, характер высотной поясности определяется зональным положением горной страны. Это необходимо иметь в виду при районировании растительного покрова.

Районирование растительности имеет весьма существенное значение при определении возможностей использования растительного покрова и при решении теоретических вопросов геоботаники. Геоботаническое районирование — необходимый составной компонент физико-географического районирования. Оно должно вестись по признакам самой растительности, хотя в конечном итоге выделы различного ранга, основанные на характере сочетаний растительных сообществ, должны совпадать (если растительный

покров слабо нарушен человеком) с выделами природно-территориальных комплексов. Однако человек вносит существенные изменения в распределение сообществ (замена коренных растительных сообществ различными производными может происходить не на всей территории природно-территориального комплекса, а лишь на его части), что неизбежно приводит к несовпадению границ ботанических и физико-географических выделов.

В. Б. Сочава предлагает следующую систему соподчиненных категорий геоботанического районирования (1966, 1967): геоботанические пояса (самые крупные подразделения фитосферы), геоботанические области (в пределах поясов), зоны растительности, провинции, округа и районы. Он указывает, что существует зональность растительности трех порядков: планетарная зональность, выражающаяся в расчленении фитосферы на три пояса: северный внетропический, тропический и южный внетропический; зональность второго порядка, региональная, выражающаяся в разделении областей на зоны, которые подчиняются областям и поэтому может быть несколько одноименных зон — по одной в каждой области; третий порядок зональности представлен высотной поясностью, осложняющей широтную зональность.

В. Б. Сочава говорит и о существовании и в ряде случаев большом значении промежуточных единиц: подобласти, подзоны, подрайона и т. д.

Более детально вопросы районирования разобраны Е. М. Лавренко (1947) на примере районирования растительности СССР. По Е. М. Лавренко, область характеризуется преобладанием на плакорах определенного типа растительности. Характерны и сопутствующие типы, приуроченные к неплакорным условиям. Каждой области свойственна своя система поясности в горах. Для каждой области характерен определенный ряд типов растительности, сменяющих друг друга по орорельефу.

Иногда области делятся на подобласти в связи с некоторыми существенными отличиями в ритме развития и структуре господствующего типа растительности в разных частях области. Так, Евразиатская хвойнолесная (таежная) область, единственная из всех 11 областей СССР, поделена на подобласти: Евросибирскую подобласть темнохвойных лесов, Восточно-Сибирскую подобласть светлохвойных (лиственничных) лесов и Южно-Охотскую подобласть темнохвойных лесов.

Область (или подобласть), по Лавренко, подразделяется на провинции. В этой системе зоны как необходимая единица расчленения территории отсутствуют. Провинции выделяются по видовому составу основных ценозообразователей (эдификаторов), иными словами, провинции различаются по плакорным формациям. В особенно обширных областях соседние провинции, ценозообразователи которых близки в систематическом отношении, могут объединяться в группы провинций.

Если различные части провинций различаются по составу согосподствующих видов в растительных сообществах или по составу

ценообразователей (эдификаторов) согосподствующих ассоциаций, в них выделяют подпровинции. Границы провинций и подпровинций обычно меридиональны, и область таким образом подразделяется на меридиональные отрезки.

Области (или подобласти) могут распадаться на отрезки или полосы, в которых наблюдаются различия в структуре плакорных формаций. Полосы обычно имеют широтное залегание (и, добавим от себя, соответствуют подзонам обычно второго порядка). Степень обособления ботанико-географических провинций зависит преимущественно от степени контитентальности климата в пределах данной области, а полос — преимущественно от изменения температурных условий в пределах области. В ряде случаев детали границ областей, провинций и полос определяются геоморфологическими или эдафическими факторами. Иногда полосы первого порядка подразделяют на полосы второго порядка — подполосы.

В пределах той или иной провинции основные ценозообразователи плакорных растительных группировок проходят через все полосы, хотя их количественные соотношения могут изменяться при переходе от полосы к полосе.

Наименьшая единица районирования в этой системе — округ. Округа характеризуются определенными сочетаниями растительных сообществ, обусловленными почвенно-геоморфологическими факторами. Области, провинции и полосы — в основном образования климатогенные, округа — геоморфогенные.

Как было сказано, горные страны не выделяются в особые области, так как определенным областям, а иногда и провинциям, охватывающим как равнинные, так и горные страны, свойственны специфические системы растительных поясов в горах.

Округа, приуроченные к определенным горным системам или их частям, следует объединять в группы горных округов, противопоставляя их группам равнинных округов. Иногда горная система (например, Кавказ) относится к нескольким областям.

При построении системы регионов учитывались не только физиономические и структурные особенности растительного покрова, но и флористические.

В. В. Алехин при геоботаническом районировании делил области на зоны, зоны — на провинции, провинции — на подзоны первого порядка, подзоны первого порядка — на округа, округа — на подзоны второго порядка, подзоны второго порядка — на участки.

Эти различия в системах, предложенных В. Б. Сочавой, Е. М. Лавренко, В. В. Алехиным, вызваны объективными причинами: трудностью в одной системе сочетать и зональные, и региональные воздействия. Поэтому ранг, на котором в этих системах выступают зональные или региональные воздействия, может быть неодинаков, но во всех системах единиц районирования это сочетание наблюдается.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Нами рассмотрены наиболее существенные проблемы фитоценологии (геоботаники) без детального освещения вопросов, связанных с применением геоботанических методов исследования. В частности, не изложены вопросы техники полевых геоботанических исследований, проблемы геоботанического картографирования, география растительных сообществ. Очень кратко рассмотрено применение знаний о растительных сообществах к вопросам индикации природных условий. Это задачи особых руководств.

Мы сочли возможным также детально не давать характеристику истории нашей науки и различий во взглядах представителей фитоценологических школ. Эти вопросы достаточно подробно разрабатываются П. Д. Ярошенко (1961) и другими исследователями. Отметим только, что в настоящее время наметилась определенная тенденция к сближению точек зрения представителей различных направлений геоботаники и заимствованию самых ценных методов и положений, что обеспечит успешное развитие теоретических основ науки и ее служение практическим задачам.

Для того чтобы геоботаника в нашей стране, идущей по пути построения коммунистического общества, могла с успехом наравне с другими науками служить производству, ей необходимо решить определенные теоретические проблемы.

Эти основные проблемы могут быть сведены в следующие группы:

1. Проблемы строения и жизни фитоценозов — проблемы размещения растений в фитоценозе — пространственного и временнóго, влияния среды на фитоценоз и фитоценоза на среду. Исследование структуры и экологии фитоценоза позволяет подойти к решению следующей проблемы.

2. Роль фитоценозов в потоке энергии, накопление ими первичной продукции, принципы построения фитоценозов, оптимальных для использования человеком по этим параметрам, построение сложных искусственных фитоценозов.

3. Проблемы динамики фитоценозов — их развития и смены одного фитоценоза другим. Решение этих вопросов дает основу для понимания того, в какую сторону будет идти развитие растительности при вырубках, при скашивании в различные сроки, при выпасе разных видов скота, имеющем ту или иную интенсивность, и пр. Эти задачи тесно связаны с вопросом о том, как повлиять на развитие фитоценоза в нужном направлении.

4. Проблемы размещения фитоценозов в пределах одного географического региона и по земному шару в целом. Разработка этих проблем способствует решению вопроса о том, как наиболее рационально разместить производительные силы растительного мира на небольших территориях и в пределах целой страны или континента.

Фитоценолог не может ограничивать свои задачи изучением только «девственных», не затронутых деятельностью человека фитоценозов, которых, кстати сказать, не так уж много осталось на земном шаре. Он изучает и законы, управляющие жизнью и развитием измененных человеком естественных фитоценозов, а также фитоценозов искусственных, которые во многом отличаются от законов, управляющих жизнью не тронутых человеком природных фитоценозов.

Практическое применение фитоценологии связано с самыми разнообразными сторонами человеческой деятельности: сельским хозяйством (растениеводство и животноводство), лесным хозяйством, использованием болот, охотничьим делом, поисками полезных ископаемых и пригодных для использования грунтовых вод. Фитоценология имеет отношение к областям, казалось бы, очень далеким от использования растительных ресурсов — строительству населенных пунктов и здравоохранению. Наконец, при планировании размещения хозяйства, при организации территории фитоценолог наряду с другими специалистами тоже принимает активное участие.

Вопросы охраны природы также нельзя решать без знания фитоценологии. А охрана природы как на специально выделенных территориях, так и на эксплуатируемых землях представляет сейчас одну из наиболее существенных задач. С одной стороны, необходимо сохранить эталонные участки естественного растительного покрова как части живописных ландшафтов, что имеет значение не только для решения хозяйственных проблем, но и для улучшения здоровья человека и его эстетического воспитания, с другой — на используемых в хозяйстве землях нельзя допустить истощения природных, в том числе и растительных ресурсов.

Фитоценология занимается не только общими вопросами строения, экологии, классификации и географического распространения растительных сообществ, но и изучением различных типов растительности — тундр, лугов, лесов, болот, степей и т. д. Поэтому, кроме общей фитоценологии, выделяют и такие ее разделы, как тундроведение, луговедение, лесоведение, болотоведение, степеведение и т. д.

Такие науки, как лесоводство, луговодство, наука об использовании болот, служат практическим применением фитоценологии и соответствующих ее разделов. По определению М. Е. Ткаченко (1955), лесоводство есть теория и практика выращивания леса. Опираясь на лесоведение, лесоводство занимается такими вопросами, как типы рубок леса, организация лесозаготовок, уход за лесом, методы посева и посадки древесных пород в разных райо-

нах, методы улучшения естественного возобновления леса, методы искусственного возобновления леса и т. д. То же примерно можно сказать и о луговодстве, о науке об использовании болот и т. д.

Несколько меньше связано с фитоценологией растениеводство — часть агрономии. Растениеводство — наука о выращивании различных земледельческих культур. Она занимается вопросами их сортового разнообразия, подбора и размещения в соответствующих районах, наилучших способов посева, посадки и наилучших приемов агротехники, способствующих получению более высоких урожаев, разработкой наиболее рациональных севооборотов в тех или иных условиях, способов предпосевной обработки семян и пр. Фитоценология лишь начала сближаться с этой наукой, так как до настоящего времени еще недостаточно разрабатывала вопросы строения и жизни культурных фитоценозов. Однако в последнее время фитоценология все ближе подходит к теории растениеводства как через изучение сорняков, так и через исследование жизни искусственных сообществ, образованных двумя или более видами (травосмеси и пр.).

Существенное значение приобретает фитоценология при решении вопроса о наиболее рациональном использовании целинных земель в процессе их освоения.

Прежде всего геоботаник совместно с почвоведом решает вопрос о характере почвенного покрова осваиваемой территории, так как растительный покров — индикатор как химических особенностей почв, так и их физических свойств и механического состава. Участие геоботаника в предварительных изысканиях на целинных землях резко снижает расходы и время на определение пригодности или непригодности земель для распашки: облегчается экстраполяция полученных данных, по характеру растительного покрова легко выделяются засоленные почвы, почвы легкого механического состава, распашка которых может вызвать ветровую эрозию и т. д. Заключение геоботаника играет существенную роль в отношении наиболее целесообразного использования земель: под выпас (и каких именно пород скота) или под распашку (и под какие именно культуры). Учитывая экологию растений, входящих в состав природных фитоценозов, геоботаник дает прогноз: какие из этих растений войдут в состав сорной флоры полей и какие будут злостными сорняками.

Практическое применение фитоценологии в области сельского хозяйства охватывает такие разделы сельскохозяйственного использования земель, как животноводство, птицеводство, полеводство и огородничество, садоводство и плантационное хозяйство.

Огромные аридные территории земного шара не могут быть использованы для растениеводства без орошения. Не могут быть использованы для этой цели и обширные пространства тундр и высокогорных лугов. Основное направление использования этих территорий — выпас домашних животных; однако бессистемный выпас без учета допустимой нагрузки скота на пастбище, без учета сроков, в которые можно проводить выпас, приводит к нежела-

тельным последствиям. Состав растительного покрова быстро меняется, поедаемые скотом виды постепенно уступают место прижатым к почве растениям, ядовитым или снабженным колючками, не поедаемым скотом из-за их несъедобности или недоступности. Поэтому при чрезмерном выпасе пастбищное угодье быстро теряет свои хорошие качества и превращается в бросовую землю. Если во влажных районах пасти скот весной, когда почва насыщена водой, на ее поверхности образуются кочки. Если вести сильный выпас на почвах легкого механического состава, то это может привести к ветровой эрозии, постепенной смене выровненных, заросших песчаных пространств оголенными участками с барханным или грядово-барханным рельефом.

Геоботаник дает карту пастбищных угодий, определяет допустимую нагрузку скота в различных типах пастбищ, в различных растительных ассоциациях, формациях и комплексах, устанавливает наиболее благоприятные для растительного покрова сроки выпаса и указывает сроки, когда выпас недопустим. Так, пастбища, на которых преобладает полынь, богатая горькими веществами, лучше использовать зимой, так как первые же морозы уничтожают горечь полыни и делают ее более привлекательной для скота. На пастбища с почвами легкого механического состава скот нужно выпускать лишь во влажные периоды года, так как выпас в сухой период приводит к эрозии. Пастбища, на которых основной корм — весенние эфемеры, могут служить для выпаса лишь в течение 1—1,5 весенних месяцев и т. д. При определении нагрузки на пастбища тундры геоботаник должен учитывать, что кустистые лишайники очень медленно отрастают — их годичный прирост составляет несколько миллиметров. Поэтому оборот таких пастбищ должен быть очень медленным и использование стравленных пастбищ возможно лишь через несколько или много лет. Выбор сроков выпаса на высокогорных пастбищах и определение нагрузки скота на эти пастбища связаны как со сроками таяния снега и развития растительного покрова альпийских лугов и тундр, так и с опасностью эрозии на крутых горных склонах.

При устройстве плотин в руслах больших рек геоботаник должен принять участие в решении вопроса о наиболее выгодном варианте строительства: что целесообразнее — затопление всей поймы или устройство дамбы, для того чтобы пойма осталась незалитой и могла быть использована в сельском хозяйстве.

Луга изучают также при обязательном участии геоботаника, который решает вопрос о том, как действует сенокошение на состав травостоя, какие сроки выкашивания наиболее удачны с хозяйственной точки зрения, на какой высоте скашивать, в каких случаях возможно использование отавы и в какие сроки, и т. д. Он принимает участие в опытах по выяснению влияния удобрений на характер луговой растительности и т. д.

Выяснение стадий пасквальной дигрессии на выгонах различных районов, а также стадий изменения травостоя на лугах под

влиянием сенокошения также входит в обязательные задачи геоботаника.

Вопрос об осушении болот с целью использования земель под луга и посевы решается в настоящее время не столь однозначно, как раньше. Приходится принимать во внимание и роль болота, как источника питания рек, и значение его в качестве угодья дичи и в качестве местообитания ценных ягодных растений — клюквы, голубики, морошки и др. Для объективного решения этого вопроса необходима оценка целесообразности (в том числе экономической) работ по осушению болот. Здесь роль геоботаника весьма велика: для характеристики болотных сообществ, оценки продукции болот и развивающихся на месте осушенных болот сельскохозяйственных угодий необходимы стационарные исследования.

Оценка растительного покрова болот как индикатора состава и мощности торфяной залежи особенно существенна с точки зрения промышленного использования торфа, а исследование индикаторных особенностей растительного покрова — с точки зрения инженерно-геологических условий.

Не менее важен вопрос об искусственных фитоценозах — агроценозах, создаваемых человеком для нужд животноводства. Геоботаники принимают участие в экспериментальных работах, позволяющих определить наиболее выгодную густоту посева растений и наилучший состав травосмесей для полей. Так, обычно при длительном совместном существовании некоторые виды злаков и бобовых оказываются антагонистами, и лучшее развитие в травосмеси одних приводит к угнетению других. В то же время злаково-бобовые травосмеси очень ценны с точки зрения кормовых достоинств, и правильный подбор компонентов, основанный на знании их экологии, особенно важен. Да и вообще травосмеси, как и все фитоценозы, образованные несколькими видами растений, как правило, значительно более продуктивны, чем одновидовые фитоценозы.

Консультация геоботаника необходима и при разработке так называемого зеленого конвейера — такого кормового (или пастбищного) севооборота, при котором одно растение сменяется другим по срокам использования на полях таким образом, что в течение всего сезона животные обеспечены зеленым кормом. Для создания такого зеленого конвейера следует знать сезонную ритмику входящих в него растений, а также возможности их последовательного развития в тех случаях, когда на поле, убранном от урожая одного вида, высевается другой вид.

Геоботаник исследует водоемы, предназначенные для водоплавающей птицы, определяет, какие мероприятия (посадка водных и прибрежных растений, увеличение разнообразия и количества планктона) нужно провести, чтобы создать наиболее благоприятные условия для птицы. Существенны и поиски кормовых ресурсов (семян и плодов дикорастущих растений, зеленой растительной массы) для водоплавающей птицы, а также растений на зеленую подкормку для других видов домашних птиц.

В области растениеводства исследования фитоценологов пошли в двух направлениях. Во-первых, изучались сорные растения полей, огородов, плантаций и т. д. Эти растения вместе с культурными входят в состав агроценоза, строение которого, особенно состав и экологию входящих в него сорных растений, и выясняет фитоценолог. Он определяет запасы семян и плодов сорняков в почве, их всхожесть, устанавливает, каким образом сорняки попадают в посев и какие приспособления они имеют, чтобы сохраниться в этом посеве, несмотря на меры, принимаемые для их уничтожения. У одних сорняков семена плохо отличимы и плохо отделимы от семян культурного растения и у них обычно совпадают сроки созревания семян. У других семена созревают до уборки и засоряют почву полей и огородов, у третьих, низкорослых, развитие растения заканчивается после уборки, и семена опять-таки засоряют землю. Многие имеют корни, легко дающие корневые отпрыски, или корневища, которые не теряют жизнеспособности при разрезании на куски. От этих особенностей сорных растений зависит выбор агротехники. Особенно важно изучение сорняков в районах освоения новых земель: здесь с целины в посевы могут проникнуть новые виды сорняков.

Фитоценологические работы приобрели большое значение в связи с индикацией земель, пригодных под посевы, особенно в районах освоения целинных и залежных земель. Растительный покров нераспаханных земель в большинстве случаев дает ясное представление и о механическом составе, и о химизме почв и без дорогостоящих почвенных анализов позволяет в общих чертах установить районы и территории, пригодные и непригодные для распашки.

Но основная задача, стоящая перед фитоценологами в области растениеводства, до сих пор еще не решена, и фитоценологи только начинают подходить к ее решению. Эта задача состоит в создании устойчивых многовидовых многоярусных культурных фитоценозов, удобных в эксплуатации, образованных многолетними деревянистыми, кустарниковыми и травянистыми растениями. Решение ее позволит резко повысить производительность культурных фитоценозов, особенно в тропических и субтропических странах, где разрыв между возможностями местообитания и его фактической продукцией особенно заметен.

Фитоценология всегда развивалась в тесной связи с исследованиями леса. Не случайно ряд крупнейших фитоценологов — Г Ф. Морозов, Г Н. Высоцкий, В. Н. Сукачев и др. — лесоведы. Именно изучение леса позволило вскрыть ряд закономерностей растительного покрова: ярусность, изреживание молодняка по мере подрастания, смены растительности на вырубках и пожарищах, зависимость типов растительности от условий существования и т. д. Задачи фитоценологии в области лесоводства очень велики и разнообразны. В сущности все вопросы, связанные с эксплуатацией леса, опираются на геоботанические знания.

Геоботаник выясняет характер смен леса при рубках и наме-

чает мероприятия для направления этих смен в желаемую сторону; он выбирает наилучшие способы рубки для каждого типа леса, для каждого местообитания, учитывая возможности естественного возобновления леса; предусматривает экономическую выгоду эксплуатации того или иного типа леса, целесообразность его замены искусственными посадками другой древесной породы исходя из скорости роста различных древесных пород, количества древесины, ее качества и т. д. При этом геоботаник выясняет, посадке каких пород благоприятствуют местные условия; определяет производительность различных типов леса и на этой основе намечает наиболее экономически выгодный и практически возможный возраст рубки, а также оборот рубки, который не подорвет лесных богатств; устанавливает возможность и целесообразность или невозможность и нецелесообразность так называемых побочных пользований лесом: сбора трав и ветвей на корм, на зеленое удобрение или на топливо, сбора напочвенных мхов и пр., так как такие воздействия изменяют условия жизни взрослых деревьев и могут серьезно отразиться на возобновлении леса. Наконец, геоботаник помогает ответить и на более общие вопросы, связанные с эксплуатацией лесов: какие леса должны и могут эксплуатироваться, а какие должны охраняться как имеющие водоохранное значение, препятствующие эрозии почвы на горных склонах, и т. д.

При выделении участков под заповедники геоботаник наряду с учеными других специальностей решает вопрос о том, где должны пройти их границы, каким должен быть их режим.

В области охотничьего дела геоботаник определяет, какие кормовые условия есть в том или ином фитоценозе для диких животных; каковы запасы съедобных для животных плодов и семян, какова периодичность урожаев семян (ежегодная, через год и т. д.). На основе этих данных о количестве, качестве, сезонном распределении и колебаниях по годам кормов он помогает охотоведу решить вопрос: какое количество животных того или иного вида может прокормиться в данном фитоценозе, кого можно попытаться акклиматизировать здесь и в каком количестве. Наконец, геоботаник с охотоведом решают вопрос и о состоянии защитных свойств данного сообщества, а на основе знания кормовых и защитных свойств составляют план мероприятий по обогащению фитоценоза кормами и по улучшению его защитных, гнездовых и других условий.

В области геологии большую роль играет то направление фитоценологии, которое получило название фитоиндикации. Поскольку растительный покров чутко реагирует на изменения условий окружающей среды, фитоценозы, вероятно, в еще большей степени, чем отдельные виды, можно считать индикаторами определенных геологических условий. Растительный покров указывает на глубину залегания грунтовых вод, степень их засоления и состав солей; по растительному покрову можно судить о возрасте, литологическом составе подстилающей породы, фитоценозы указывают места

каких-либо тектонических нарушений; наконец, фитоценозы и отдельные виды растений служат индикаторами повышенного содержания элементов — меди, цинка, урана и других и их соединений в горных породах (мел, известняк, гипс, серпентин и др.). При этом индикационное значение вида или фитоценоза сохраняется лишь на ограниченной площади и закономерности, установленные, например, для северо-восточного Прикаспия, могут не иметь значения для Прибалхашья или Казахстанского мелкосопочника.

Геоботаники устанавливают запасы разных видов дикорастущего растительного сырья, выясняют, в каких условиях и в каком количестве встречаются растения красильные, дубильные, масличные, эфиро-масличные, лекарственные, и тем самым дают обоснование для использования зарослей этих дикорастущих растений, а также для их посевов в условиях культуры. Знание требований, предъявляемых этими растениями к условиям среды в природной обстановке, характеристика фитоценозов, в состав которых они входят, позволяют создать для них благоприятные условия и в культуре.

В области здравоохранения перед фитоценологом стоит серьезная задача: помочь установить очаги различных природно-очаговых болезней, помочь выяснить условия, благоприятствующие сохранению в данном ландшафте зародышей глистов, а также возбудителей, носителей или переносчиков заболеваний, помочь выявить так называемые элементарные очаги болезней в пределах очага, установить, как отражается деятельность человека, преобразующая ландшафты, в частности растительный покров, на возникновении новых очагов и затухании старых.

Фитоценолог может способствовать успеху введения новых видов растений, отсутствующих в данной стране или в данном районе, так как знание условий их существования на родине помогает правильно наметить ассортимент растений для интродукции.

В связи со все усиливающимся воздействием человека на природу перед геоботаниками встают новые и очень существенные задачи.

Необходимо разработать списки растений и сообществ, индицирующих такие явления, как загрязнение атмосферы, загрязнение вод, развитие ветровой и водной эрозии, а также показать, какие изменения в растительном покрове вызывают эти факторы.

Огромное значение приобретает рекультивация — восстановление земель, нарушенных деятельностью человека, — отвалов, терриконов, оврагов. Наряду с механической и химической рекультивацией все большее значение приобретает биологическая, при которой облесение нарушенных земель, посев трав, создание искусственных лугов играют весьма существенную роль.

Вопросы сочетания процессов урбанизации, роста численности населения с необходимостью сохранения зеленого покрова Земли, с созданием рекреационных территорий приобретают все бóльшую важность.

При планировании городов и других населенных пунктов фито-

ценолог помогает наилучшим образом разместить парки, сады, лесные массивы, зеленые зоны отдыха, подбирает ассортимент растений, выносящих условия городского воздуха, рекомендует состав травосмесей для газонов, парковых лужаек, стадионов и других мест и способы наилучшего поддержания их. При этом преследуют две цели: создание наиболее здорового фитоклимата и создание зеленых массивов, имеющих эстетическую ценность.

Таков далеко не полный перечень практических задач, стоящих перед фитоценологом. Естественно, что все они решаются совместно с учеными других специальностей. Комплексность научных работ — характернейшая черта современной науки, обеспечивающая плодотворность исследований.

Весьма существенны задачи фитоценологии будущего: создание высокопроизводительных фитоценозов различного назначения — для получения продуктов питания, древесины и различных продуктов переработки дерева, для получения лекарственных веществ и других видов растительного сырья, т. е. создание многоярусных многовидовых удобных в эксплуатации, по возможности многолетних фитоценозов.

Будут несомненно развиваться и другие направления фитоценологии: индикация в широком смысле слова, т. е. определение по особенностям фитоценозов самых разнообразных условий их существования; исследование сорняков и разработка мер борьбы с ними; участие в решении ряда практических вопросов, связанных с повышением уровня хозяйства и борьбой за здоровье человека.

Новой и, видимо, весьма перспективной областью применения фитоценологии будет участие в создании замкнутых систем организмов в космических кораблях, без которых невозможны дальние космические путешествия. Обеспечение нормального газового режима, потребление углекислоты, выдыхаемой человеком, создание питательной и быстро продуцируемой пищи — вот те задачи, которые должны быть решены в этом плане.

Все эти задачи фитоценология будет решать в содружестве с другими науками: химией, генетикой, экологией, физиологией растений, различными отделами зоологии и т. д. Но особое значение для развития фитоценологии имеет развитие биогеоценологии, неотъемлемой частью которой фитоценология является.

Естественно, что и новые методы математического и кибернетического анализа и синтеза, применение спутниковой техники облегчат решение этих задач.

Фитоценология — наука молодая, наука XX столетия, занимающая достойное место среди наук, помогающих строить коммунистическое общество и обращающих силы природы на пользу человеку.

ОСНОВНАЯ ЛИТЕРАТУРА

Александрова В. Д. Классификация растительности. Л., 1969.

Алехин В. В. Наши поемные луга. М., 1925.

Алехин В. В. Что такое растительное сообщество? М., 1928.

Алехин В. В. Основные понятия и основные единицы в фитоценологии. «Сов. ботаника», 1935, № 5.

Алехин В. В., Доктуровский В. С., Жадовский А. Э. и Ильинский А. П. Методика геоботанических исследований. М.—Л., 1925.

Алехин В. В., Кудряшов Л. В., Говорухин В. С. География растений с основами ботаники. М., 1961.

Бейдеман И. Н. Роль растительного покрова в водно-солевом режиме почв. «Почвоведение». 1949, вып. 7.

Бейдеман И. Н. Методика фенологических наблюдений при геоботанических исследованиях. М.—Л., 1954.

Браун Д. Методы исследования и учета растительности. М., 1957.

Быков Б. А. Геоботаника. Изд. 2-е. Алма-Ата, 1957.

Быков Б. А. Доминанты растительного покрова Советского Союза, т. I. Алма-Ата, 1960.

Быков Б. А. Проблема эдификаторов растительного покрова. «Бот. журн.», 1966, т. 51, № 9.

Вальтер Г. — Алехин В. Основы ботанической географии. М.—Л., 1936.

Василевич В. И. Статистические методы в геоботанике. Л., 1969.

Викторов С. В., Востокова Е. А., Вышивкин Д. Д. Введение в индикационную геоботанику. М., 1962.

Виноградов Б. В. Растительные индикаторы и их использование при изучении природных ресурсов. М., 1964.

Виноградов Б. В. Аэрометоды изучения растительности аридных зон. М.—Л., 1966.

Вопросы биологии и экологии доминантов и эдификаторов растительных сообществ. «Уч. зап. Пермск. гос. пед. ин-та», 1968, т. 64.

Воронов А. Г. О некоторых приспособлениях растений к изменениям уровня озер. «Бот. журн.», 1943, т. 28, № 5.

Воронов А. Г. Влияние животных на почвы и растительность степной зоны. «Животный мир СССР», т. 3. Под ред. Е. Н. Павловского и Б. С. Виноградова. М.—Л., 1950.

Воронов А. Г. Влияние грызунов на растительный покров пастбищ и сенокосов. Сб. «Вопросы улучшения кормовой базы в степной, полупустынной и пустынной зонах СССР». Отв. ред. И. В. Ларин. М.—Л., 1954.

Воронов А. Г. Биогеография. М., 1963.

Воронов А. Г. Роль животного населения в формировании структуры биоценозов. «Бюлл. Моск. об-ва испыт. природы», отд. биологии, 1968, т. 73, вып. 1.

Воронов А. Г. и Тагунова Л. Н. О стадиях формирования фитоценозов. «Бюлл. Моск. об-ва испыт. природы», отд. биологии, 1957, т. 62, вып. 5.

Вульф Е. В. Введение в историческую географию растений. Изд. 2-е. М.—Л., 1933.

Высоцкий Г. Н. О гидрологическом и метеорологическом влиянии лесов. М., 1952.

Геоботаническое районирование СССР. «Труды комиссии по естественно-историческому районированию СССР», 1947, т. 2, вып. 2.

Глумов Г. А. К вопросу о морфологической структуре почвенно-растительных комплексов. «Труды Пермск. гос. с.-х. ин-та», 1948, т. 12.

Грейг-Смит П. Количественная экология растений. М., 1967.

Гроссгейм А. А. Введение в геоботаническое обследование зимних пастбищ Азербайджанской ССР. Баку, 1929.

Грюммер Г. Взаимное влияние высших растений — аллелопатия. М., 1957.

Гулисашвили В. З. Горное лесоводство. М.—Л., 1956.

Дарвин Ч. Происхождение видов. М., 1937.

Димо Н. А. и Келлер Б. А. В области полупустыни. Саратов, 1907.

Дохман Г. И. О некоторых классификационных единицах комплексов. «Землеведение», 1936, т. 38, вып. 3.

Дохман Г. И. Вопросы классификации степей. «Землеведение», 1938, т. 39, вып. 4—5.

Дохман Г. И., Якшина А. М., Шахова О. В. Об одном из методов изучения структуры фитоценоза. «Бюлл. Моск. об-ва испыт. природы», отд. биологии, 1954, т. 59, вып. 2.

Дылис Н. В., Уткин А. И., Успенская И. М. О горизонтальной структуре лесных биогеоценозов. «Бюлл. Моск. об-ва испыт. природы», отд. биологии, 1964, т. 69, вып. 4.

Завадский К. М. Перенаселение и его роль в эволюции. «Бот. журн.», 1957, т. 42, № 3.

Ильинский А. П. Растительность земного шара. М.—Л., 1957.

Ильинский В. И. Опыт введения таксации в луговодство. М., 1922.

Исаченко А. Г. Основные вопросы физической географии. Л., 1953.

Кац Н. Я. Типы болот СССР и их географическое распространение. М., 1948.

Келлер Б. А. Растительный мир русских степей, полупустынь и пустынь. I. Воронеж, 1923.

Келлер Б. А. Об изучении жизненных форм при геоботанических исследованиях. «Сов. ботаника», 1933, № 2.

Келли А. Микотрофия растений. М., 1952.

Кожевников А. В. К фитоценологической характеристике липовой части 38 квартала Погонно-лосиного острова. «Бюлл. Московск. об-ва испыт. природы», отд. биологии, 1929, т. 38, вып. 4.

Кожевников А. В. О перезимовке и ритме развития весенних растений липового леса. «Бюлл. Моск. об-ва испыт. природы», отд. биологии, 1931, т. 40, вып. 1—2.

Кожевников А. В. Материалы по динамике ярусности лугового травостоя. «Бюлл. Моск. об-ва испыт. природы», отд. биологии, 1936, т. 45, вып. 3.

Количественные методы анализа растительности. Сборник статей. Отв. ред. Т. Фрей. Тарту, 1969.

Культиасов М. В. Проблема становления жизненных форм у растений. «Проблемы ботаники», гл. ред. В. Н. Сукачев, т. I. М.—Л., 1950.

Лавренко Е. М. Микрокомплексность и мозаичность растительного покрова степей, как результат жизнедеятельности животных и растений. «Геоботаника», вып. 8, отв. ред. Е. М. Лавренко. М.—Л., 1952.

Ларин И. В. Краткое пособие по изучению естественных кормов. М.—Л., 1930.

Ларин И. В., Сосновская Н. Н., Шляпникова Н. Д. Упрощенный метод определения весового соотношения видов трав в травостоях лугов и пастбищ. «Сов. ботаника», 1933, № 3—4.

Лепилова Г. К. Инструкция для полевого исследования высшей водной растительности. Л., 1934.

Лесков А. И. Принципы естественной системы растительных ассоциаций. «Бот. журн.». 1943, т. 28, вып. 2.

Липпмаа Т. М. О синузиях. «Сов. ботаника», 1946, № 3.

Люндегорд Г. Влияние климата и почвы на жизнь растений. М., 1937.

Мазинг В. В. О размножении и распространении растений верховых болот при помощи семян. «Ежегодник общества естествоиспытателей». Таллин, 1955.

Мазинг В. В. Консорции как элементы функциональной структуры биоценозов. «Труды Моск. об-ва испыт. природы», 1966, т. 27.
Мак-Дуголл В. Б. Экология растений. М., 1935.
Мальцев А. И. Сорная растительность СССР. М.—Л., 1932.
Марков М. В. Общая геоботаника. М., 1962.
Материалы по динамике растительного покрова. Сборник статей. Отв. ред. П. Д. Ярошенко. Владимир, 1968.
Миняев Н. А. Структура растительных ассоциаций. М.—Л., 1963.
Морозов Г Ф. Учение о лесе. Изд. 5-е. М.—Л., 1930.
Ниценко А. А. К вопросу о границах растительных ассоциаций в природе. «Бот. журн.», 1948, т. 33, № 5.
Ниценко А. А. О принципах классификации растительного покрова. «Вестн. Ленингр. ун-та», сер. биолог., 1959, № 9, вып. 2.
Ниценко А. А. О фитоценотипах. «Бот. журн.», 1965, т. 50, № 6.
Ниценко А. А. Понятие синузии в трактовке его основоположника Х. Гамса. «Бот. журн.», 1970, т. 55, № 10.
Новиков Г А. Полевые исследования по экологии наземных позвоночных животных. Изд. 2-е. М., 1953.
Номоконов Л. И. Луговые фитоценотипы Енисейской поймы и способы их выделения. «Труды Восточно-Сибирского филиала АН СССР», сер. биолог., 1958, вып. 7.
Норин Б. Н. О синузиальном сложении растительного покрова лесотундры. «Бот. журн.», 1965, т. 50, вып. 6.
Овчинников П. Н. О принципах классификации растительности. «Сообщ. Таджикск. филиала АН СССР», 1947, вып. 2.
Основы лесной биоценологии. Под. ред. В. Н. Сукачева и Н. В. Дылиса. М., 1964.
Пачоский И. К. Стадии развития флоры. «Вестник естествознания», 1891, вып. 8.
Пачоский И. К. Описание растительности Херсонской губернии, т. 1. Леса, Херсон, 1915.
Пачоский И. К. Описание растительности Херсонской губернии, т. 2. Степи. Херсон, 1917.
Пачоский И. К. Основы фитосоциологии. Херсон, 1921.
Пачоский И. К. Социальный принцип в растительном царстве. «Журн. Русск. ботанич. об-ва», 1925, т. 10, вып. 1—2.
Полевая геоботаника. Под ред. Е. М. Лавренко и А. А. Корчагина. Т. 1. М.—Л., 1959; т. 2, М.—Л., 1960, т. 3, М.—Л., 1964, т. 4, Л., 1972.
Программа-минимум по определению первичной биологической продуктивности наземных сообществ (проект). «Растительные ресурсы», 1967, т. 3, вып. 4.
Работнов Т. А. Вопросы изучения состава популяций для целей фитоценологии. В сб. «Проблемы ботаники», гл. ред. В. Н. Сукачев, т. 1, 1950.
Работнов Т. А. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах. «Геоботаника», вып. 6, отв. ред. Е. М. Лавренко. М.—Л., 1950.
Работнов Т. А. Значение консортивных связей в определении взаимных отношений растений в фитоценозах. «Бюлл. Моск. об-ва испыт. природы», отд. биол., 1970, т. 75, вып. 2.
Раменский Л. Г. Введение в комплексное почвенно-ботаническое исследование земель. М., 1938.
Раменский Л. Г. О некоторых принципиальных положениях современной геоботаники. «Бот. журн.», 1952, т. 37, № 2.
Раменский Л. Г. Прямые и комбинированные методы количественного учета растительного покрова. «Труды Моск. об-ва испыт. природы», 1966, т. 27.
Ревердатто В. В. Введение в фитоценологию, ч. 1. Томск, 1935.
Ричардс П. Тропический дождевой лес. М., 1961.
Родин Л. Е. и Базилевич Н. И. Динамика органического вещества и биологический круговорот в основных типах растительности. М.—Л., 1965.
Ротшильд Е. В. Азотолюбивая растительность пустыни и животные. М., 1968.
Серебряков И. Г. Экологическая морфология растений. М., 1962.
Сочава В. Б. Классификация и картографирование высших подразделений

растительности Земли. В кн.: «Современные проблемы географии». Предс. ред. коллегии И. П. Герасимов. М., 1964.

Сочава В. Б., Липатова В. В. и Горшкова А. А. Опыт учета полной продуктивности наземной части травяного покрова. «Бот. журн.», 1962, т. 47, № 4.

Сукачев В. Н. Болота, их образование, развитие и свойства. Л., 1926.

Сукачев В. Н. Растительные сообщества. Изд. 4-е, Л. -М., 1928.

Сукачев В. Н. О некоторых современных проблемах изучения растительного покрова. «Бот. журн.», 1956, т. 41, № 4.

Сукачев В. Н., Зонн С. В., Мотовилов Г. П. Методические указания к изучению типов леса. М., 1957.

Трасс Х. Х. О типологии доминантов растительного покрова. «Бюлл. Моск. общ. испыт. природы», 1963, т. 68, вып. 51.

Уранов А. А. О методе Друде. «Бюлл. Моск. об-ва испыт. природы», отд. биол., 1935, т. 44, вып. 1—2.

Уранов А. А. Жизненное состояние вида в растительном сообществе. «Бюлл. Моск. об-ва испыт. природы», отд. биол., 1960, т. 65, вып. 3.

Формозов А. Н. и Воронов А. Г. Деятельность грызунов на пастбищах и сенокосных угодьях Западного Казахстана и ее хозяйственное значение. «Уч. зап. Моск. гос. ун-та», 1939, Зоология, вып. 20.

Хильми Г. Ф. Основы физики биосферы. Л., 1966.

Шалыт М. С. Система жизненных форм степных растений. «Уч. зап. Тадж. гос. ун-та», 1955, т. 6, вып. 1.

Шенников А. П. Введение в геоботанику. Л., 1964

Ярошенко П. Д. Геоботаника. М.—Л., 1961.

Braun-Blanquet J. Pflanzensociologie. 3 Aufl. Wien, 1964

Carpenter J. R. An Ecological Glossary. New York, 1956

Clarke C. L. Elements of Ecology. 2-nd printing. New York, 1957

Clements F. E. Plant Succession and Indicators. New York, 1928

Clements F. E. and Shelford V. E. Bio-ecology. New York — London, 1939

Curtis J. T. The Vegetation of Wisconsin. Madison, 1959

Daubenmire R. F. Plant and Environment. 2-nd edition. New York, 1959.

Drude O. Die Ökologie der Pflanzen. Braunschweig, 1913

DuRietz G. E. Zur methodologischen Grundlage der modernen Pflanzensociologie. Wien, 1921.

DuRietz G. E. Life-forms of Terrestrial Flowering Plants. Uppsala, 1931

Eagler F. E. Philosophical and Practical Considerations of the Braun-Blanquet System of Phytosociology. «Castanea. Journal of South Appalachian Botan. Club», 1954, vol. 19, No 2

Ellenberg H. Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen in kausaler dynamischer und historischer Sicht. Stuttgart, 1963

Ellenberg H. and Mueller-Dombois D. A. Key to Raunkiaer Plant Life Forms with Revised Subdivision. «Berichte des geobotanischen Institutes der eidg. Techn. Hochschule Stieftung Rübel», 1967, 37

Gams H. Prinzipienfragen der Vegetationsforschung. «Vierteljahr. Naturforsch. Ges.», 1918, 63

Gleason H. A. The Individualistic Concept of the Plant Association, «Amer. Midl. Nat.», 1939, 21, 1

Hopkins B., Skeliam J. A. New Method for Determining the Type of Plant Individuals. «Ann Bot.», 1954, 18, No 18

Klapp E. Grünlandvegetation und Standort nach Beispielen aus West-, Mittel- und Süddeutschland. Berlin und Hamburg, 1965

Klika J. Nauka o rostlinných společenstvech (Fytocenologie). Praha, 1955

Koch L. Index of Biotal Dispersity. «Ecology», 1957, vol. 47, No 1

Levy E. B., Madden E. A. The Point Method of Pasture Analysis. «N. Z. J. Agric.», 1933, 46

Lippmaa Th. The Unistratal Concept of Plant Communities (the Unions). «Amer. Midl. Nat.», 1939, 21, 2

Ludi W. Die Methoden der Sukzessionsforschung in der Pflanzensociologie. «Handbuch biol. Arbeitsmeth.», 1932, Abth. 11, 5,1
Odum E. P. Fundamental of Ecology, 2-nd ed., 1959, Philadelphia and London
Paczosky J. K. Podstawowe zagadnienia geografii ròslin. Poznan, 1933
Raunkiaer C. Recherches statistiques sur les formations végétales. «Det. Kgl. Danske Videnskab. Selskab. Biol. Medd.», 1918, 5
Raunkiaer C. Plant Life Forms. Oxford, 1937
Rübel E. Geobotanische Untersuchungsmethoden. Berlin, 1922
Rübel E. Pflanzengesellschaften der Erde. Bern-Berlin, 1930
Rübel E. Geographie der Pfanzen. 3. Sociologie. «Handwörterbuch der Naturwissenschaften», 1933, 5
Tansley A. G. Introduction to Plant Ecology. London, 1946
Tansley A. G. The British Islands and Their Vegetation. 4-th impression, Cambridge, 1965
Toumey J. W. and Korstian C. F. Foundation of Silviculture upon an Ecological Basis. 2-nd edition. New York — London, 1937
Troll K. Die geographische Landschaft und ihre Erforschung. «Studium generale», 1950, 3
Weaver J. E. and Clements F. E. Plant Ecology. 2-nd ed. New York and London, 1938
Whittaker R H. Communities and Ecosystems. New York, 1970

ПРЕДМЕТНЫЙ УКАЗАТЕЛЬ

А

Агроценоз 250, 367
Азотфиксирующие организмы 155, 156
Аллелопатия 167
Альбедо 189
Анемофилия 223, 224
Анемохория 227
Антагонизм 154, 155
Антибиоз 154, 155
Антибиотики 167
Ареал эдафо-ценотический 342
— экологический 180
Аспект 141, 143, 145, 148, 152, 280
Ассектатор 112
Ассоциации-близнецы 132
Ассоциация 18, 22, 23, 42, 44, 133, 152, 308—310, 313, 323, 324, 331, 332
— биоценотическая 24
Ассоциированность видов 172
Аутэкология 10

Б

Биогеоценоз 11, 26—30, 135
Биогеоценология 12
Биом 24
Биомасса 5, 6, 80—89
Биосфера 5, 7, 184
Биотип 45, 46, 303
Биотоп 23, 24, 27, 30
Биохора 28
Биоценоз 7, 11, 23, 27, 29, 30, 186, 187
Биоценология 7, 11, 12, 25
Близнецовый ряд ассоциаций 132, 343
Богатство видовое (флористическое) 38—41, 42
Бонитет 90
Борьба за существование 170, 180, 181, 276, 277
— внутривидовая 170, 175—183
— межвидовая 170, 175, 182
— с неблагоприятными условиями среды 170
Ботаническая география 7, 13

В

Вегетативная мощность растений 56
Верность 315, 318
— локальная 316
— местная 316
— областная 316
Виды дифференциальные 315, 318
— случайные 315
— сопутствующие 315
— характерные 315
Виолент 111
Внеярусные растения 125, 138
Возраст растений абсолютный 52
Возрастной спектр 52, 53
Встречаемость 71, 72, 107—110, 145, 318, 319
— локальная 110
— общая 110
— относительная 110
Всход 48, 49
Выжигание, влияние на растительность 262—265
Выкашивание, влияние на растительность 269, 270
Выпас, влияние на растительность 265—269
Вырубка лесов 260—262

Г

Гелиофит 261
Гелофит 59, 66, 68
Гемикриптофит 59, 62, 64, 66—69, 71, 72
— розеточный 65
— частично розеточный 64
Гемипаразит 169
Геоботаника 7—9, 14
География растений 8, 12, 13
— фитоценозов 13
Геофит 65, 67—69, 71
— клубнелуковичный 66
— клубневой 66
— корневищный 59, 65
— корневой 66
— луковичный 59, 66
Гидротерма 58
Гидрофит 59, 66, 68, 69

Гологенез 292, 293, 303
Голоцен 28
Граница фитоценозов 22
— диффузная 311, 313
— каемчатая 311—313
— мозаичная 311, 312
— резкая 311, 312
Группа ассоциаций 18, 323—325
Группа формаций 18, 323, 326, 328
Группа морфо-биологическая 46
Группировка 22, 137, 138
— пионерная 21, 2: 7
— пионерная смешанная 287, 288
— пионерная чистая 287
— простая 288
— простая смешанная 288
— простая чистая 288
— сложная 288, 2′9
Густота стояния вида 105

Д

Дензектор 113
Деструктор 111
Детерминант 330, 331
Диаспора 47, 182, 186, 225—227, 285—287
Динамика растительного покрова 279—307
Динамика фитоценоза 279
Дискретность растительного покрова 310
Диффузность распределения 321
Доминант 106, 107, 111—113, 228, 229
Душитель 165—167

Е

Емкость пастбища 88, 89
Естественный отбор 181, 277, 294

Ж

Жизненная форма 55—71, 136, 326
Жизненность (жизненное состояние) 54, 55

З

Заболачивание 298
Завоз растений 253—255
Загрязнение воздуха 273, 274
Залежь 259, 260, 272
Замещение действия факторов 185, 186
Запас биомассы валовой 83
— — общий 83
— — полезный 83
Зарастание водоемов 295—298
— скал 299, 300
Заросль 289
— простая 289
— смешанная 289
— чистая 15
Зона 355—357
Зооценоз 11, 24—26
Зооценология 12, 25

И

Изменения фитоценоза возрастные 279, 281, 282
— — дигрессионно-демутационные 281
— — погодичные 279, 280, 283
— — разногодичные 279, 280, 283
— — сезонные 279, 280
— — суточные 279, 280
Изореагенты 46, 283
Инвазии растений 280
Ингредиент 69, 111
Индекс биологической дисперсии 317
Инкумбация ярусов 132, 343
Интродукция растений 253, 254

К

Каулифлория 225
Класс ассоциаций 323, 325
— формаций 18, 323, 326, 328—300
Классификационная система фитоценозов координационная 340—346
— — — субординационная 312—340
Классификация фитоценозов 308—310, 323—332
— генетическая 314
— естественная 313
— экологическая 314
Классы константности 318, 320, 321
Классы Крафта 179
Климакс 284, 300, 301, 303—305, 332
Колины 167, 183, 198
Комбинации фитоценозов 348, 349, 354
Комменсализм 154, 155, 159, 163, 225
Компенсационная точка 191, 192
Комплекс 348
— комбинированный 351
— контурный 353
— мозаично-диффузный 351
— диффузный 351
— мозаичный 351, 353
— плавный 353
— мозаично-поясный 351
— поясный 350, 353
Комплексность 134, 135, 348—355
— абляционная 349
— аллювиальная 349
— антропогенная 350
— гравитационная 349
— зоогенная 350

Комплексность контракционная 349
— литогенная 349
— оползневая 349
— суффозионная 349
— фитогенная 350
— флюктуационная 349
— экстенсионная 349
— эоловая 349
— эрозионная 349
Компонент 111
Кондоминант 113
Конкуренция 154, 170—172, 176, 179, 253, 286, 287, 292, 306
Коннектор 113
Консерватор 111
Консолидатор 111
Консоциация 331, 332
Консоция 332
Консортивность 139—140
Консорция 139
Константность 315, 318, 319, 320
Константы 318—321
Консумент 219, 220
Континуум 22, 23, 302
Корнепад 82
Космополитные растения 275
Коэффициент дифференциальности 317, 318
— общности 316—318
— рационального использования пастбища 88, 89
— сходства 318
Кривая цветения 150, 151
Криптофит 59, 65
Круговорот веществ биологический (малый) 214, 215, 219, 220

Л

Ландшафт 28, 29, 31—33, 348
— элементарный 27—29
Лесорастительные условия 346
Лиана 15, 125, 163—165
Луг материковый 266, 269, 270, 298
Луг поемный 270, 298

М

Макрокомбинация 355
Макроэволюция 283
Макроэкосистема 28
Масса многолетняя надземная 84, 89
— надземная 85
— неживого органического вещества 81
— органического вещества общая 81
— подземная 84, 85
Мегафанерофит 60, 68
Межценозное животное 26
Межъярусное растение 125, 130
Мезокомбинация 355
Мезофанерофит 60, 68
Мезоэкосистема 28
Местность 31, 33
Метод новозеландский точечный 101
Методы измерения расстояний между растениями 103—105
— косвенного учета 96—105
— определения высоты растений 130, 131
— постоянных квадратов 267, 291
— подсчета количества экземпляров или побегов 78
— профилей-транссект 353
— прямого учета глазомерные 77—78
— прямого учета числовые 78—80
— семеномеров 95
— споро-пыльцевого анализа 306
— учета массы подземных частей 81
— учета обилия 72—77
— учета относительного обилия 105—107
— учета объема растений 89—91
— учета планктона 80, 129, 130
— учета урожая 91—96
Микориза 156—159, 161
— перитрофная 157
— эктотрофная 157
— эктоэндотрофная 157
— эндотрофная 157—159
Микотрофное питание 157, 158, 161
Микроассоциация 133, 135
Микробоценоз 11, 24—26
Микробоценология 12, 25
Микрогруппировка 133, 138, 353
Микрокосм 28
Микроландшафт 28, 29
Микрофанерофит 60, 68, 69
Микрофитоценоз 139
Микроценоз 133 135, 137, 139, 282, 283, 323
Микроэволюция 279, 283, 302, 303
Микроэкосистема 28
Минимальный ареал (минимум-ареал) 319—321
Мирмекофилия 221—223
Мирмекохория 225, 227, 228
Модификация 46
Мозаичность 133—136, 353, 354
— контурная 135
— плавная 135
Монокарпики 69, 70
Моноклимакс 304
Мутуализм 154, 155, 221

Н

Наименование таксономических единиц 346—347
Нанофанерофит 60, 67—69

Насыщенность видовая 38—40, 42
Натурализация растений 253—255
Нейтральность 154
Непрерывность растительного покрова 310, 311
Неттопродукция 82
Нитратные (нитрофильные) растения 156, 267, 274, 275

О

Обводнение 271, 272
Обилие 71, 77, 78, 102, 107—109
Область геоботаническая 361
Общежитие 137
Общественность 108
Объем удельный 91
Общество 137
Округ 316, 362
Опад 82, 84, 204
— листовой 82
Оптимум фитоценотический 180, 181
— экологический 180, 181
Опыление 223—225
Орошение 271, 272
Осушение 270—271
Осцилляция 281
Отпад 82
Охрана растительности 277, 278, 364

П

Паразит 155, 167, 169, 170, 219—221, 249, 277
— облигатный 169
— факультативный 169
Паразитизм 154, 155, 167
— взаимный 156, 157
Парцелла 136
Пасквальная дигрессия 267, 268
Патиент 111
Патулектор 113
Перенаселение 181, 182
— абсолютное 181
— возрастное 181
— локальное 181
относительное 181
— условное 181
Период взрослого вегетативного растения 48,49
— виргинильный 47, 48
— генеративный 47, 49
— девственный 47, 48
— имматурный 48, 49, 52
— латентный 47
— сенильный 47
— старческий 47, 52
— ювенильный 48, 181
— юношеский 48, 52, 181
Периодичность 140
Пирамида биомасс 221
Плакор 357
Плотность 180
— оптимальная 179
Площадь выявления фитоценоза 72, 321, 322
Площадь выявления флористического богатства 40—42, 322
Площадь оснований растений 96—99, 101
Подвижное равновесие 305
Подзона 357
Подобласть геоботаническая 361
Подполоса геоботаническая 362
Подпровинция геоботаническая 362
Подрост 48, 49
Подстилка 82
Подурочище 31—33
Подъярус 125
Пожар верховой 263, 264
— низовой 263, 264
— подземный 263
Покой 142, 144
— вторичный 52
— первичный 47
Покрытие 77, 102
— истинное 99
— удельное 106
Поликарпик 69, 70
Поликлимакс 303—305
Полнота насаждения 96, 102, 103
Полог 116, 117, 120, 122
Полоса геоботаническая 362
Полудерево 71
Полукустарник 59, 60, 62, 71
Полукустарничек 71
Полупаразит 169, 170
Популяция 10, 44, 52—54, 71, 136, 182
Порядок формаций 326
Постклимакс 303, 304
Поясность высотная 187, 359
Превалид 69, 111
Природно-территориальный комплекс 23, 30
Пробная площадь 72, 73, 94, 95, 322, 323
Пробная площадка 72—76, 79, 87, 95, 109
Провинция геоботаническая 361
Продуктивность 81
Продукция 6, 80—89
— биологическая 83
— валовая 83
— вещества, используемого гетеротрофами 81—82
— вещества, используемого на дыхание и рост автотрофа 82
— веществ опада 81
— общая первичная 81
— первичная 81, 83

Продукция полезная 83
— полная 86
— семенная общая 91, 94
— семенная средняя 91, 94
— чистая первичная 81, 82
Продуцент 219, 220
Проективная полнота 96—98
Проективное обилие 97
— покрытие 96—102, 123, 124, 145
Проективный учет 96
Проекция вертикальная 122, 123, 128, 141
— горизонтальная 99
Производительность 83
Проросток 143, 285, 286
Протогемикриптофит 62—65

Р

Район геоботанический 353
Районирование геоботаническое 360—362
Раса экологическая 44
Растительность азональная 358
— внепоясная 360
— зональная 304
— интразональная 304, 357, 358
— межпоясная 360
— поясная 360
— экстразональная 357, 358
Распашка, влияние на растительность 259
Растение-подушка 62
Растительное сообщество 9, 13, 15, 18, 19
Растительность 9, 12
Растительный покров 6, 7, 9, 10, 20, 23
Редуцент 219
Рекультивация 275, 370
Росток 143
Рудеральное местообитание 227, 254, 263, 274—276
Ряд микропоясный 355
Ряд эдафо-фитоценотический 340, 341
Ряд экологический 350, 351

С

Сайт 28, 29
Сапрофит 163, 219, 220
Сапрофитное питание 161
Свита растительности историческая 43
— типов растительности 329
Сезонная раса растений 45
— ритмика 140, 143
Серия сукцессии 284, 304, 332, 341, 355
Симбиоз 154—156
Синантропное растение 254
Сингенез 292, 293, 302
Синзоохория 225, 227
Синузиальность 136—139
Синузия 133, 136—139, 331
Синэкология 9, 10
Система типов растительности 329
Смены растительного покрова 283, 302, 303, 306
— — — антропогенные 293, 294
— — — внезапные 292, 293
— — — зоогенные 293
— — — климатогенные 293
— — — направленные 280, 283, 284
— — ненаправленные 280, 283
— — онтогенетические 282
— — — пирогенные 293
— — — природные 293
— — — прогрессивные 300, 301
— — — регрессивные 300, 301
— — — стихийные 292
— — — эдафогенные 293
— — — экзодинамические 284, 292—294
— — — эндодинамические 284, 292—294
Сомкнутость 96—98, 102, 138
Сообщества викарирующие 328
— монодоминантные 107
— нарушенные 305
— полидоминантные 107
— равновесно-сменные 305
— равновесные 305
— узловые 284, 303, 304
Сопряженность видов 172—175
— — отрицательная 172, 175
— — положительная 172, 175
Сорное растение 277, 368
Социация 313, 331
Сочетания 349, 354
Спектр биологический 68, 69
Спутник 114
Среда 184—188
— внешняя 184, 186, 188
— внутренняя 184
— фитоценотическая 19, 20
Стадия сукцессии 284, 302—304, 348
Стратисфера 5
Структурогенез 294
Ступень 113
Субассоциация 318, 327
Субдоминант 113, 114
Субформация 327
Субэдификатор 112
Сукцессия 280, 281, 283—285, 291—307
— вековая 283, 294, 306, 307
— вторичная 284, 285, 300, 301
— кратковременная 283, 284, 294, 307
— общая 283, 294
— первичная 284, 285
— частная 283, 294, 303

Т

Таксономические категории растительности 313, 314
Терофит 59, 67—69, 71, 72
Тип микоризы 135
— популяции инвазионный 53
— популяции нормальный 54
— популяции регрессивный 54
— растительности 18, 314, 323, 327, 329, 330
Транспирация 205—208
Трофность 344

У

Укос 86—88
Унион 133, 136, 137, 331
Урожайность 83, 94
Урочище 31—33, 36
— второстепенное 32, 33
— основное 32
— простое 32, 33, 348, 354
— сложное 32, 33
— субдоминант 32, 33
— фоновое 32, 36
Утомление почвы 168
Участок ассоциации 19, 308, 319, 323

Ф

Фаза вегетации 140
Факторы абиотические 184
— антропогенные 184—186, 250—278
— антропоургические 184
— биотические 184, 186
— климатические 184, 186
— косвенные 185
— орографические 184—186
— прямые (прямодействующие) 185
— среды 184, 187
— эдафические 184—186
— энтопические 185
Фанерофит 59, 60, 67—69, 71
— стеблесуккулентный 60, 68
Фациация 332
Фация (геоботаническая) 332
Фация (географическая) 28—33, 348
Фенологическая карта 151
— фаза 143—145, 147, 152, 198, 280
Фенологический спектр 144—147, 152
Филоценогенез 283, 294, 303
Физиономичность 150
Фитогеосфера 5
Фитоклимат 141, 280
Фитомасса 82—84
Фитомелиоратор 215
Фитомелиорация 215, 276
Фитосоциальный тип 112
Фитосоциология 8—10
Фитосреда 18, 20, 118, 186, 188, 302
Фитоценоз 7, 10, 11, 15—28, 36, 37, 42, 44, 133, 152, 172, 186
— влияние на ветер 193—196
— влияние на влагу и осадки 203—212
— влияние на водную среду 217
— влияние на рельеф 216
— влияние на почвы 212—216
— влияние на свет 188—193
— влияние на содержание в воздухе газов и летучих веществ 198
— влияние на содержание в воздухе углекислоты 196—198
— влияние на температурный режим 198
— выработавшийся 291
— девственный 256
— естественный производный 258
— закрытый невыработавшийся 291
— замкнутый 255, 288
— индикационное значение 217, 369
— искусственный 257, 258, 367
— коренной 257, 258, 262
— культурно-производный 258
— культурный 16, 21, 250, 258, 276, 277, 365
— незамкнутый 255
— некультурный 258
— открытый 291
— полукультурный 257, 258, 270
— реликтовый 306, 307
— сложный 289
— формирование 285—291
Фитоценология 7—9, 11—14, 25
Фитоценотип 45, 107, 110, 111
— видовой 111, 113
— популяционный 111, 113
Фитоценотические отношения 19, 20
Флизе 28, 29
Флористический состав фитоценоза 37—44, 308
Флорогенез 294
Флорогенетический комплекс 329
Флорология 8
Флороценотип 330
Флуоресценция растений 193
Флюктуация 279—281
Форма роста 56
Формация 15, 18, 24, 303, 304, 325, 326, 328—330, 332
Фрагмент фитоценоза 323, 349, 360
— яруса 123
Фратрия формаций 329, 330

Х

Хамефит 59, 60, 68, 69, 71
— активный 59, 61
— пассивный 61, 62, 67
Характер размещения вида 108

Ц

Цветение воды 152, 153, 221
Ценобиоз 258
Ценопопуляция 44, 45, 47
Ценотип 107, 110, 111
Ценоэлемент флоры 44, 133
Цепь питания 11, 139, 220, 221

Ш

Шкала обилия Друде 77, 78, 96

Э

Эволюция фитоценозов 283, 294
Эдификатор 22, 23, 111—113, 132, 135, 312, 316
— аутохтонный 112
— дегрессивный 112
Эдификаторофил 112
Эдификаторофоб 112
Экада 46, 47
Экология 7, 8, 10
Экосистема 10, 28, 29, 255
Экотип 44, 303
— биотический 45
— географический 45
— климатический 45
— пастбищный 45
— сенокосный 45, 269
— фитоценотический 45
— ценотический 45
— эдафический 45
Экотоп 24, 28, 40, 310
Эксплерент 111
Элемент флоры бореальный 43
— — географический 43, 142
— — неморальный 43
— — понтический 43
Эндозоохория 225—227
Энтомофилия 223—225
Энтопия 185
Эндоэкогенез 292, 293, 202
Эпигенема 29
Эпиген 28, 29
Эпизоохория 225—227
Эпиморфа 29
Эпифация 29
Эпифилл 162
Эпифит 15, 60, 69, 125, 159—163, 222
— крайне ксерофильный 159, 161
— солнечный 159—161
— теневой 159—161
Эцезис 286, 292

Я

Ярус 115—125, 129—133, 136, 137
— главный 132
— надземный 115, 121
— подземный 115, 125, 126
— связующий 132, 133
Ярусное перекрытие 96—98
Ярусность 115—133, 140
— во времени 141
— надземная 115, 130
— подземная 115, 125, 126

ОГЛАВЛЕНИЕ

		Стр.
Предисловие		3
Введение		5
Глава 1.	Фитоценоз и его место в ландшафтной оболочке Земли	15
Глава 2.	Флористический состав фитоценоза. Популяции видов. Жизненные формы	37
Глава 3.	Количественные соотношения между видами в фитоценозе. Биомасса и продукция. Проективное покрытие	71
Глава 4.	Структура растительного сообщества	115
Глава 5.	Взаимоотношения между растениями в фитоценозе	154
Глава 6.	Влияние фитоценоза на среду	184
Глава 7.	Роль животных в жизни фитоценоза и биоценоза в целом	219
Глава 8.	Роль человека в жизни фитоценозов	250
Глава 9.	Динамика растительного покрова	279
Глава 10.	Классификация фитоценозов и система таксономических единиц фитоценологии. Номенклатура фитоценологических единиц	308
Глава 11.	Некоторые закономерности пространственного размещения фитоценозов	348
Заключение		363
Основная литература		372
Предметный указатель		377

Анатолий Георгиевич Воронов

ГЕОБОТАНИКА

Редактор Н. А. Соколова
Художественный редактор Т. А. Коленкова
Технический редактор Н. В. Яшукова
Корректор Г. И. Кострикова

Т-06482 Сдано в набор 3/I-73 г. Подп. к печати 1/VI-73 г.
Формат 60×90/16 Объем 24 печ. л. Уч.-изд. л. 26,88.
Изд. № Е-223 Заказ № 91. Тираж 18000 экз. Цена 1 руб. 17 коп.

План выпуска литературы издательства
«Высшая школа» (вузы и техникумы) на 1973 г. Позиция № 75

Москва, К-51, Неглинная ул., д. 29/14,
Издательство «Высшая школа»

Великолукская городская типография управления
издательств, полиграфии и книжной торговли
Псковского облисполкома, г. Великие Луки, Половская, 13